

TERMINAISONS NERVEUSES
DANS
L'ORGANE DE LA GUSTATION

THÈSE
POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement le 20 Janvier 1894

PAR

Paul JACQUES

Ancien préparateur du cours de chimie

Ancien interne des Hôpitaux

Chargé des fonctions de chef des travaux anatomiques

Lauréat de la Faculté

Examineurs : { MM. Nicolas
Baraban
René
Prenant

Le candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur le
diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

ANCIENNE MAISON DELAHAYE

L. BATAILLE & C^{ie} ÉDITEURS

23, Place de l'Ecole de Médecine, 23

1894

TERMINAISONS NERVEUSES
DANS
L'ORGANE DE LA GUSTATION

THÈSE
POUR LE DOCTORAT EN MÉDECINE

Présentée et soutenue publiquement le 20 Janvier 1894

PAR

Paul JACQUES

Ancien préparateur du cours de chimie

Ancien interne des Hôpitaux

Chargé des fonctions de chef des travaux anatomiques

Lauréat de la Faculté

Examineurs : { MM. Nicolas
Baraban
René
Prenant

Le candidat répondra aux questions qui lui seront faites sur les
diverses parties de l'enseignement médical.

PARIS

ANCIENNE MAISON DELAHAYE

L. BATAILLE & C^{ie} ÉDITEURS

23, Place de l'Ecole de Médecine, 23

1894

FACULTÉ DE MÉDECINE DE NANCY

Doyen : M. HEYDENREICH, I O.

Doyens honoraires : MM. STOLTZ, C * I O, TOURDES, O * I O.

Professeurs honoraires : MM. STOLTZ, C * I O, TOURDES, O * I O

COZE *, I O, V. PARISOT, * I O, HERGOTT, * I O.

Pathologie générale et Pathologie interne.....	M. HECHT *, I O, professeur.
Physiologie.....	M. BEUNAIS *, I O, professeur.
Anatomie et Physiologie pathologiques	M. BARAEAN, I O, professeur.
Clinique médicale.....	M. BERNHEIM, *, I O, professeur.
Clinique chirurgicale.....	M. GROSS, I O, professeur.
Physique médicale.....	M. CHARPENTIER, I O, professeur.
Médecine opératoire.....	M. CHRÉTIEN, I O, professeur.
Clinique chirurgicale.....	M. HEYDENREICH, I O, professeur.
Pathologie externe.....	M. WEISS, I O, professeur.
Chimie médicale et Toxicologie.....	M. GARNIER, I O, professeur.
Clinique médicale.....	M. SPILLMANN, I O, professeur.
Clinique obstétricale et Accouchements.....	M. A. HERRGOTT, I O, professeur.
Médecine légale.....	M. E. DEMANGE, I O, professeur.
Hygiène.....	M. MACÉ, A O, professeur.
Thérapeutique et Matière médicale..	M. SCHMITT, A O, professeur.
Histologie.....	M. PRENANT, agrégé, chargé du cours.
Anatomie descriptive.....	M. NICOLAS, A O, professeur.
Histoire naturelle médicale.....	M. VUILLEMIN, chargé du cours.

COURS COMPLÉMENTAIRES

Clinique des maladies mentales.....	M. LANGLOIS, *, A O, chargé du cours.
Clinique des maladies des yeux.....	M. ROHMER, A O, agr. libre, ch. du c.
Clinique des maladies des enfants..	M. SIMON, A O, agr., chargé du cours.
Clinique des maladies des vieillards.	M. P. PARISOT, A O, agr., ch. du cours.
Clinique des maladies syphilitiques et cutanées.....	M. VAUTRIN, A O, agr., ch. du cours.
Accouchements.....	M. REMY, A O, agrégé, chargé du cours.

AGRÉGÉS EN EXERCICE

MM. GUÉRIN, A O.	MM. SIMON, A O.	MM. HAUSHALTER.
RENÉ, A O.	REMY, A O.	FÉVRIER.
VAUTRIN, A O.	P. PARISOT, A O.	PRENANT.

AGRÉGÉS LIBRES : M. SCHLAGDENHAUFFEN, *, I O, ROHMER, A O,

M. F. LAMBERT DES CILLEULS , A O, Secrétaire.

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui sont présentées, doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend ni les approuver ni les imputer.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	5
CHAP. I. — Historique.....	11
CHAP. II. — Méthode de Recherches.....	23
ART. I. — Objets d'étude	23
ART. II. — Technique de la méthode de Golgi	23
CHAP. III. — Recherches personnelles.....	35
ART. I. — Cellules des bourgeons	35
§ 1. — Cellules de soutien.....	36
§ 2. — Cellules gustatives.....	38
ART. II. — Terminaisons nerveuses.....	41
§ 1. — Nerfs du stroma des papilles.....	41
§ 2. — Nerfs de l'épithélium des papilles.....	44
Fibres intergemmales	44
Fibres périgemmales.....	46
Fibres intragemmales.....	48
ART. III. — Cellules sous-épithéliales.....	52
Conclusions	59
Index bibliographique.....	65
Explication des figures.....	69



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547417_0069

INTRODUCTION

Si, depuis longtemps déjà, on connaît la différenciation fonctionnelle des prolongements des cellules nerveuses et l'existence pour chacune d'elles d'une expansion, à caractères morphologiques et physiologiques spéciaux, qu'on appelle le cylindre-axe, il y a fort peu de temps au contraire que l'on est fixé sur la valeur réelle de ces prolongements et sur leurs modes de terminaison. C'est en réalité de la méthode de Golgi que datent les premières notions précises sur les connexions des cellules nerveuses des centres entre elles, aussi bien que sur la manière dont se comportent les terminaisons des nerfs sensitifs à la périphérie. L'imprégnation au chromate d'argent des différentes parties de la moelle et de l'encéphale a résolu la première partie du problème ; l'application de la réaction noire aux organes des sens a fourni les éléments nécessaires à la solution de la seconde.

C'est ainsi qu'on vit dans la rétine, véritable ganglion périphérique, les fibres du nerf optique se

mettre en relation par l'intermédiaire de cellules bipolaires à prolongements ramifiés (grains internes) avec l'extrémité profonde également ramifiée des cellules à cônes et à bâtonnets. — Le bulbe olfactif et la muqueuse pituitaire, traités par la méthode de Golgi, montrèrent à Ramon y Cajal des cellules nerveuses bipolaires disséminées dans l'épithélium olfactif et se prolongeant jusqu'au bulbe par leur expansion centrale, justifiant la comparaison qu'il en fit à une sorte de rétine dissociée dont les cellules bipolaires superficielles représenteraient les bâtonnets et les cônes, et dont le bulbe figurerait la zone profonde.

On reconnut ensuite dans la muqueuse auditive la terminaison libre, entre les cellules de l'épithélium cochléaire, des fibres émanées du ganglion de Rosenthal.

Les procédés antérieurs et notamment la méthode de l'or avaient établi le mode de terminaison des filets tactiles dans des corpuscules spéciaux.

Restaient à connaître les terminaisons ultimes du glosso-pharyngien dans l'organe de la gustation. Les premiers travaux entrepris sur la question parurent démontrer la nature nerveuse de certaines des cellules des bourgeons et leur continuation par une fibrille centripète, assimilant ainsi morphologiquement les organes du goût et de l'olfaction.

Des recherches plus récentes amenèrent au contraire Retzius, v. Lenhossék et Arnstein à des

conclusions opposées : les fibrilles gustatives prenaient fin, selon ces auteurs, par des extrémités libres interposées aux cellules ou les enveloppant dans leur ensemble sans jamais présenter avec elles de rapports plus intimes qu'une simple contiguïté. Les cellules gustatives étaient dès lors déchues de leur rang nerveux et réduites au rôle plus modeste d'éléments épithéliaux différenciés ; l'organe du goût s'éloignant de celui de l'olfaction venait prendre place aux côtés de celui de l'audition.

Toutefois, la lumière encore indécise demandait à être rendue plus certaine par de nouveaux travaux : c'est ce que j'ai tenté de faire, sur les conseils de M. le professeur Nicolas, dans une série de recherches entreprises avec la méthode de Golgi, sur la muqueuse linguale de différents mammifères et de l'homme.

C'est à tort, selon moi, que les auteurs les plus récents négligent, pour la plupart, de tenir compte des résultats des travaux antérieurs. Aussi, avant d'exposer les résultats de mes recherches, rappellerai-je dans un rapide aperçu historique les progrès successifs accomplis dans la connaissance de l'innervation de l'organe de la gustation.

J'ai jugé également utile de consacrer un chapitre à une description succincte bien que complète du manuel opératoire que j'ai employé, et d'y condenser les renseignements techniques sur la méthode de Golgi qu'on ne trouve qu'épars et

souvent incomplets dans les divers ouvrages récemment publiés.

Tous les auteurs qui ont écrit sur la question ont eu le tort, à mon avis, de fournir à l'appui de leurs observations des figures toujours plus ou moins schématiques. Cette manière d'agir, qui a pour but d'augmenter la clarté, possède le double inconvénient de procurer au lecteur une idée inexacte des résultats de la méthode, et de lui enlever toute initiative dans l'interprétation des faits. Je me suis attaché à représenter les images telles que me les offrait le microscope, me contentant de choisir les plus démonstratives, et ne négligeant pas même de figurer les formes dont une interprétation rationnelle ne se présentait pas à mon esprit. Aussi ai-je dû suppléer à l'insuffisance de clarté des figures prises en particulier par leur multiplication et leur comparaison.

Enfin, pour faciliter la tâche du lecteur et m'éviter des redites dans les indications bibliographiques, j'ai fait suivre chaque nom d'auteur cité d'un numéro d'ordre correspondant à un numéro semblable de l'index bibliographique. Cette dernière partie a été établie suivant l'ordre chronologique.

Mais je veux, avant d'aborder mon sujet, affirmer ici toute la gratitude que j'éprouve pour mes Maîtres de la Faculté, et pour ceux en particulier qui m'ont initié aux études cliniques pendant mes années d'externat et d'internat : MM. les professeurs Heydenreich, Spillmann, Herrgott et Gross.

C'est avec une très vive satisfaction que je saisis l'occasion qui m'est offerte de présenter mes remerciements les plus sincères à MM. les professeurs agrégés Haushalter et Vautrin, pour la sympathique bienveillance qu'ils ont daigné à maintes reprises me témoigner au cours de mes études médicales ; c'est pour moi moins un devoir qu'un plaisir de les assurer ici de ma reconnaissance.

Longtemps j'ai pu apprécier l'affable bonté de M. le professeur agrégé Guérin ; qu'il me permette donc de l'en remercier ici publiquement.

Enfin, bien que nouvellement entré au Laboratoire d'Anatomie, la bienveillance que m'a si souvent témoignée M. le professeur Nicolas lui créerait un titre suffisant à ma profonde gratitude, si l'honneur qu'il me fait aujourd'hui en acceptant la présidence de cette thèse dont il m'a fourni le sujet, n'y suffisait à lui seul.

Merci encore à M. le professeur agrégé Prenant pour ses avis amicaux et sa constante sympathie à mon égard.

TERMINAISONS NERVEUSES

DANS

L'ORGANE DE LA GUSTATION

CHAPITRE I^{er}

HISTORIQUE

L'organe de la gustation a été l'objet, dans ces quarante dernières années, de travaux très nombreux de la part d'auteurs français et surtout étrangers.

Les premières en date de ces recherches ont eu pour objets les vertébrés inférieurs, batraciens et poissons ; c'est à elles que se sont attachés les noms de Leydig, Schultze, Beale, Billroth, Bugnion, Engelmann, Fixsen, Key, Jourdan, Hartmann, Hoyer, Letzerich, Malbrane, Todaro, etc...

Me bornant moi-même à un seul des côtés de la question, l'innervation de l'organe de la gustation, c'est-à-dire des bourgeons du goût, chez les mammifères, je me contenterai de relever, dans une revue chronologique rapide, les progrès successifs accomplis dans la connaissance de l'appareil gustatif chez les vertébrés supérieurs, me réservant de m'étendre un peu plus longuement sur les récentes conquêtes réalisées dans cette étude, grâce aux nouvelles méthodes histologiques qu'on y a appliquées.

C'est à Waller ¹, dont le travail remonte à 1847, qu'il faut attribuer les premières recherches faites sur l'in-

nervation de l'organe du goût. Mais ainsi que les auteurs qui le suivirent immédiatement: Schirmer, Meissner, Fixsen⁶, Billroth⁷, Hoyer⁸, le savant anglais n'aperçut que très vaguement les terminaisons des nerfs gustatifs. Ces divers auteurs avaient choisi comme sujet d'étude les papilles fongiformes de la langue de la grenouille. Key⁹, en 1861, opérant sur le même animal, retrouva les éléments annoncés par Billroth et leur décrivit deux prolongements.

Dix ans plus tôt, Leydig² avait découvert chez les poissons un organe tactile caliciforme, dans lequel Schultze¹⁰ reconnut, en 1863, des cellules de soutien et des cellules nerveuses terminales. Ayant retrouvé ces organes dans la muqueuse bucco-branchiale, ce même auteur démontra leur innervation par le glosso-pharyngien et en fit des organes du goût.

Remak³, de son côté, avait depuis longtemps signalé l'existence de ganglions microscopiques sur les ramifications terminales des nerfs glosso-pharyngien et lingual, découverte bientôt confirmée par Schiff⁴ et Kölliker⁵.

C'est guidés par ces recherches antérieures faites principalement chez les vertébrés inférieurs, que Lovén¹¹ et Schwalbe¹², s'adressant aux mammifères et à l'homme, découvrirent simultanément en 1867, les véritables organes de la gustation. Le premier les nomma balbes du goût (*Geschmackszwiebeln*), et le second, calices gustatifs (*Schmeckbecher*). Von Wyss¹⁴, en 1869, les trouva dans les papilles foliées du lapin. Bientôt après, Krause¹⁷ les décrivait chez l'homme; Ajtai¹⁸ et Dittlevsen¹⁹ faisaient de même pour beaucoup d'autres mammifères.

L'organe de la sensibilité gustative était désormais connu chez les vertébrés supérieurs. Engelmann²⁰, résumant les connaissances acquises par ses prédéces-

seurs, en fournit une étude complète dans le *Manuel de Stricker*, étude dont les termes se sont peu modifiés depuis. Cet auteur, ainsi que ceux qui le suivirent jusqu'à Ranvier : Jobert²¹, Hœnigschmied²², Hoffmann²⁴, Krause²⁵, Shofield²⁶, Vintschgau²⁷, Lannegrâce²⁸, Merkel²⁹, Gottschau³¹, admet deux ordres de cellules dans les bourgeons : cellules de soutien ou de revêtement, simples cellules épithéliales morphologiquement différenciées par leur contiguité avec les secondes. Celles-ci, auxquelles il donne le nom de cellules gustatives proprement dites, se rapprochent des éléments nerveux par leur forme, leurs propriétés et leurs relations avec les nerfs périphériques. Les seules divergences consistent dans des subdivisions du second groupe basées sur la forme et le volume relatifs des deux prolongements, central et périphérique, des éléments sensoriels.

Tandis qu'avec Lovén, la plupart des auteurs ne reconnaissent qu'une seule espèce de cellules gustatives, à extrémité superficielle appointie, Schwalbe y joint une autre catégorie, les cellules à bâton (*stabzellen*), dont le prolongement périphérique épais affecte une forme régulièrement cylindrique dans toute sa longueur. Engelmann d'une part, Dittlevsen de l'autre, signalent la bifurcation fréquente du prolongement central (cellules en fourchette), et Krause crée, pour les cellules qui présentent cette particularité, une variété à part.

Merkel le premier fit remarquer que les cellules dites de revêtement se rencontrent non seulement à la périphérie du bourgeon, mais encore dans son intérieur; aussi substitua-t-il au qualificatif ancien, la dénomination plus exacte de cellules de soutènement.

Cette importante remarque fut vérifiée par Ranvier³², auquel on doit une excellente étude de l'organe de la

gustation. L'histologiste français fixe ainsi les caractères différentiels des deux ordres de cellules des bourgeons :

1° Cellules gustatives : forme en fuseau très allongé, prolongement central effilé, prolongement périphérique aplati et terminé par un bâtonnet réfringent et homogène, noyau ovalaire allongé à grand axe longitudinal ;

2° Cellules de soutènement : plus aplaties et plus irrégulières, à noyaux plus larges ; terminées en pointe à leur extrémité périphérique, divisées ou renflées en pied à leur extrémité centrale.

Herrmann³⁸ estime qu'il faut distinguer deux formes de cellules de soutien : cellules de soutien externes ou cellules-piliers, et cellules de soutien internes ou à bâtonnet ; les premières situées à la périphérie et possédant un protoplasma finement réticulé ; la deuxième forme, plus rare, identique aux *stabzellen* filiformes de Schwalbe.

Mais si l'organe de la gustation fut connue de bonne heure dans sa portion épithéliale, il n'en était nullement de même pour la partie nerveuse, et, pendant plus de vingt ans après la découverte de Lovén et de Schwalbe, une obscurité presque complète régna sur les conditions immédiates de l'innervation des bourgeons.

On savait depuis Remak³, qu'il existait, échelonnés sur les branches du glosso-pharyngien et particulièrement sur les rameaux les plus périphériques, un grand nombre de petits ganglions microscopiques qu'on pouvait apercevoir jusqu'à la base même des bourgeons. Schwalbe³⁶ ajoute qu'on rencontre dans le territoire innervé par le glosso-pharyngien des fibres sympathiques en beaucoup plus grand nombre que n'en contient le tronc même de ce nerf ; il faudrait donc admettre

que certaines d'entre elles naissent des cellules ganglionnaires, et c'est effectivement ce que cet auteur dit avoir constaté. De plus, les deux variétés de fibres auraient une destinée très différente : les fibres médullaires s'étendraient en tous sens en un plexus pour courir de là aux papilles secondaires, où, suivant Krause, elles se termineraient par des *massues terminales* (*endkolben*). Les filets amyéliniques, au contraire, se porteraient directement vers la périphérie, dans la région des bourgeons, et s'irradieraient ensuite dans un tissu propre, sombre et granuleux, s'opposant à la poursuite ultérieure des filets nerveux. Ce tissu consisterait en névrilemme dissocié, dont les noyaux seraient représentés par ces grains arrondis que Krause appelle *grains du goût* et compare à ceux de la couche granuleuse interne de la rétine.

Dittlevsen ¹⁹, à la suite de recherches faites sur vingt-quatre espèces animales en dehors de l'homme, adopte au point de vue topographique la distinction des fibrilles proposée par Krause ¹⁷, et, pas plus que lui, ne peut mettre en évidence l'union proprement dite des nerfs et des cellules.

L'année suivante Hœnigschmied ²², étudiant par la méthode de l'or les papilles vallées du chat, obtint une coloration foncée du faisceau central du bourgeon en continuation évidente avec les fibres nerveuses également colorées. Il ne put reconnaître toutefois la manière dont ces fibres se comportaient vis-à-vis des cellules prises en particulier.

Appliquant avec plus de bonheur la même méthode à la muqueuse linguale du cheval, Sertoli ²³ découvre dans l'épithélium intermédiaire au bourgeon un très riche système de fibrilles amyéliniques qui se divisent au niveau des papilles secondaires et sillonnent les couches épithéliales jusqu'au pli superficiel, se compor-

tant d'ailleurs à peu près de même que dans l'épiderme ou dans l'épithélium cornéen. Il signale en outre l'existence d'un grand nombre de corps de Langherans, dont quelques-uns en continuité directe avec des fibrilles nerveuses ; à ceux-ci l'auteur italien accorde la qualité d'éléments nerveux, mais il considère le plus grand nombre des corpuscules en question comme des cellules migratrices ou pigmentaires qui auraient perdu leur pigment. Contrairement à l'opinion d'Hœnigschmied, les nerfs destinés aux bourgeons ne les abordent pas directement, mais s'étalent en un plexus sous-épithélial épais duquel partent les faisceaux nerveux qui leur sont destinés. Ceux-ci arrivent à la base du faisceau des cellules sensorielles, se divisent et se ramifient ; mais la terminaison ultime de leurs fibrilles ne peut être établie d'une façon tout à fait sûre ; peut-être est-elle plus compliquée qu'on ne le croit généralement.

Gottschau³¹, qui reprit la question en 1881, conclut de ses insuccès à l'insuffisance des méthodes actuellement connues pour la solution du problème des relations intimes des terminaisons nerveuses et des cellules des bourgeons.

Dans son *Anatomie des organes des sens* (1887), Schwalbe³⁶ résume en ces termes les résultats acquis par les auteurs précédents : « Les données que nous possédons, dit-il, ne concordent pas entre elles : W. Krause nie tout rapport entre les cellules du goût et les fibrilles nerveuses qu'il fait s'arrêter dans de petits renflements interposés aux cellules centrales des bourgeons. Le plus grand nombre des auteurs admet au contraire ce rapport, depuis Lovén et Schwalbe, bien qu'il n'ait pas encore été décrit. Suivant Hœnigschmied et Sertoli, les bourgeons gustatifs se colorent par le chlorure d'or comme les éléments nerveux ; en outre ce dernier auteur a trouvé, autour des bourgeons, de

petits filets intraépithéliaux. Wintschgau et Hoenigschmied ont d'ailleurs démontré ce rapport : ils coupent d'un côté le glosso-pharyngien chez un jeune lapin ; au bout de trois semaines, les bourgeons, dans les papilles foliées et vallées du côté opéré, ont totalement disparu, tandis qu'ils persistent intacts du côté opposé. »

Dès 1882, Ranvier³², employant lui aussi l'imprégnation par l'or et la modifiant, avait démontré chez le lapin, outre l'existence de fibrilles intra-épithéliales, celle d'une autre catégorie de filets naissant des faisceaux des crêtes papillaires, pénétrant dans la base des bourgeons et se perdant à leur intérieur. A l'inverse de Krause, notre grand histologiste crut lui aussi à une continuation directe des nerfs avec les cellules sensorielles.

L'année suivante, Drasch³³, utilisant toujours la réduction élective des sels d'or par les éléments nerveux, vérifia l'opinion de Ranvier sur l'existence de filets intrabulbaires, mais ne put constater la continuité des cellules sensorielles avec les filets terminaux du glosso-pharyngien. Pour cet auteur, les fibrilles périphériques du nerf de la neuvième paire se partageraient en deux groupes d'inégale importance d'après leur destination spéciale ; la majeure partie d'entre elles demeurerait dans le substratum conjonctif de la papille, tandis que le plus petit nombre, abordant les bourgeons par leur base, se termineraient profondément entre les cellules qui les constituent. Puis s'adressant à la physiologie, Drasch justifie sa description et explique le mécanisme de la gustation en considérant le bulbe comme un système capillaire formé par l'accolement des cellules entre elles et destiné à favoriser la pénétration des liquides sapides jusqu'au contact même des terminaisons nerveuses placées dans la profondeur. Un

fait d'expérience et une hypothèse étaient cette théorie: l'auteur admet comme avantageuse pour l'interprétation des faits l'absence, au niveau des cellules de l'organe gustatif, du ciment intercellulaire qui unit entre eux les éléments épithéliaux d'autre nature, et fournit, à l'appui de sa thèse, l'isolement facile des bourgeons du sein de l'assise épithéliale où ils sont plongés. Si les bourgeons servaient, ajoute-t-il, de support aux terminaisons nerveuses, il faudrait accorder à leurs éléments une durée assurément fort prolongée; or les expériences de section du glosso-pharyngien enlèvent tout fondement à cette supposition par la destruction épithéliale rapide qui les suit et qui s'explique par la suspension des phénomènes de reproduction normaux.

Dans son travail de 1886 sur les terminaisons nerveuses dans la muqueuse linguale, principalement chez le cheval (or), Rosenberg³⁵ fait faire un nouveau pas à la question. Il vérifie l'existence des fibrilles intraépithéliales et signale nettement la présence à l'intérieur du bourgeon, entre les cellules de recouvrement, de fibrilles variqueuses se dirigeant vers la pointe de l'organe. Il confirme ainsi partiellement les données de Ranvier. Cet auteur a vu en outre, dans le plexus formé de fibres amyéliniques qu'on rencontre dans toute l'étendue de la muqueuse linguale, de grosses cellules multipolaires, à noyaux sphériques, isolées ou réunies en petits groupes dont la coloration facile par le chlorure d'or paraît indiquer la nature nerveuse. Peut-être correspondent-elles aux cellules des ganglions de Remak.

Un an plus tard, Drasch³⁷, reprenant ses études sur l'organe folié du lièvre et du lapin, conclut cette fois à la continuité entre nerfs et cellules sensorielles. D'après lui, les fibres du glosso-pharyngien se répartiraient

dans les papilles de la manière suivante : la majeure partie irait se terminer par des extrémités libres dans les espaces épithéliaux interbulbaires ; les autres fibrilles, dissociées déjà au-dessous de la région des bourgeons, en aborderaient la base en nombre égal à celui des cellules gustatives dans lesquelles elles se termineraient. Cet auteur étudie soigneusement la répartition des faisceaux nerveux dans le stroma des papilles, et des éléments ganglionnaires qu'il a trouvés annexés à ces faisceaux.

Tuckerman³⁹, dont les nombreux travaux sont relatifs pour la plupart à la topographie des bourgeons, dit cependant avoir vu dans une dissociation une cellule nerveuse dont le prolongement était resté en connexion directe avec une fibrille (que Schwalbe estime être bien épaisse pour mériter le qualificatif nerveux).

Enfin, appliquant les premiers la réaction noire du chromate d'argent à l'étude de l'innervation de la muqueuse linguale et des glandes séreuses, deux élèves de Golgi, Fusari et Panasci⁴⁰, confirment dans un travail paru en 1890 les données des auteurs qui les ont précédés et mettent en lumière plusieurs faits nouveaux.

Opérant sur plusieurs mammifères (souris, lapin, chat, chevreau), ces auteurs décrivent dans le plexus nerveux des papilles fongiformes, caliciformes et foliées, des cellules nerveuses de deux espèces : les unes situées à la base de la papille sont de petits éléments ganglionnaires communs ; les autres qu'on rencontre au-dessous des papilles secondaires se rapprochent des cellules nerveuses des centres par l'existence d'un prolongement de forme distincte, pénétrant dans l'épithélium et s'y terminant par des extrémités renflées en boutons.

Du plexus, riche en fibres de Remak et en cellules gan-

glionnaires, situé au dessous des bourgeons, partent divers groupes de fibres ; les plus fortes d'entre elles vont se mettre en rapport de continuité avec l'extrémité profonde des cellules gustatives, laquelle présenterait parfois un appendice s'unissant à d'autres filets nerveux. Parmi les fibres restantes, certaines s'insinuent entre les cellules de recouvrement et se résolvent à leur surface en arborisations compliquées ; les dernières formeraient enfin au bulbe entier une enveloppe réticulée à fines mailles.

Relativement aux fibres intermédiaires aux bourgeons qu'ils nomment interépithéliales, Fusari et Panasci combattent les conclusions de Sertoli en démontrant qu'elles n'échangent entre elles que de très rares anastomoses et cheminent parallèlement jusqu'à la surface de l'épithélium.

Admise d'abord par Lovén⁴¹, Schwalbe⁴², Ranvier³², reconnue par Drasch³⁷ et confirmée par les résultats si précis de ces derniers auteurs, la continuité des fibres nerveuses et des cellules sensorielles semblait pouvoir être désormais considérée comme un fait acquis.

Or tout récemment Retzius⁴⁴, von Lenhossék⁴², et Arnstein⁴³ se virent conduits, par de nouvelles recherches exécutées suivant les méthodes d'Ehrlich (Retzius et Arnstein) et de Golgi (Retzius et von Lenhossék), à des conclusions directement opposées. Opérant principalement sur le lapin et le chat, ces observateurs s'accordent à reconnaître l'existence des deux espèces de cellules antérieurement décrites dans les bourgeons, mais n'ont jamais pu constater l'existence de relations de continuité entre celles-ci et les fibrilles terminales du glosso-pharyngien. Retzius et von Lenhossék décrivent aux bourgeons une enveloppe plexiforme en forme de panier, constituée par les fibrilles entrecroi-

sées émanées du plexus sous-épithélial et formant un système qu'ils appellent périfulbaire ou périgemmaal.

A ce premier système Retzius en ajoute un autre après Sertoli, Ranvier, Drasch, Fusari et Panasci, celui des fibres intrabulbaires dont von Lenhossék n'a pu dans ses recherches constater l'existence ; ce dernier auteur toutefois, devant l'affirmation catégorique et l'autorité bien connue de l'anatomiste suédois, réserve provisoirement ses conclusions, du moins en ce qui concerne les mammifères. — Dans ses coupes et ses dissociations Arnstein a vu de son côté toutes les cellules du bourgeon, cellules de recouvrement aussi bien que cellules axiales, entourées de fines fibrilles nerveuses, variqueuses, entrecroisées en tous sens, mais non anastomosées entre elles, appliquées à la surface des cellules et ne pénétrant jamais dans leur intérieur. Ce dernier auteur se croit autorisé à penser que, parmi ces fibrilles, les unes, et ce sont sans doute celles qui se montrent en connexion avec les éléments centraux, proviennent du glosso-pharyngien ; les autres appartiendraient au trijumeau et se mettraient en relation avec les cellules de recouvrement.

Retzius et von Lenhossék enfin ont rencontré dans le conjonctif sous-épithélial les cellules multipolaires signalées par leurs prédécesseurs ; mais tous deux, sans se prononcer sur leur valeur véritable, leur refusent, à l'inverse de ceux-ci, la nature nerveuse : Retzius, parce qu'il n'a jamais pu constater leur continuation avec une fibrille nerveuse ; von Lenhossék en se basant surtout sur leurs caractères morphologiques*.

* Beaucoup d'auteurs ont décrit des bourgeons gustatifs munis de terminaisons semblables en d'autres régions que la muqueuse linguale chez les mammifères : épiglotte (Retzius), voile du palais, épithélium laryngien. Les « bourgeons nerveux terminaux » des amphibiens et des poissons, étudiés en diverses régions par Retzius et v. Lenhossék, présentent des dispositions tout à fait analogues.

A l'heure actuelle, les progrès récemment réalisés dans les différentes parties de l'appareil de l'innervation par la théorie de la contiguïté, donnent beaucoup de force aux conclusions de von Lenhossék, de Retzius et d'Arnstein sur la non continuité des cellules sensorielles et des nerfs ; mais la question est trop délicate pour pouvoir être considérée comme définitivement résolue et mérite d'être soumise encore au contrôle de nouveaux travaux.

CHAPITRE II

MÉTHODE DE RECHERCHES

ARTICLE I^{er}. — OBJETS D'ÉTUDE.

Un certain nombre d'espèces de mammifères ont servi à mes recherches sur l'innervation de l'organe de la gustation. Trois variétés de formations papillaires sont actuellement considérées comme pourvues de cet organe, c'est-à-dire de bourgeons du goût. Ce sont :

Les papilles foliées (feuilletées, organe de Mayer);

Les papilles caliciformes (vallées, circumvallées);

Les papilles fongiformes.

Je les ai étudiées chez les espèces suivantes :

Organes foliés. — Lapin, lièvre, chien, porc.

Papilles caliciformes. — Homme, chat, chien, porc, brebis, rat, souris, taupe, écureuil.

Papilles fongiformes. — Brebis et porc.

ARTICLE II. — TECHNIQUE DU PROCÉDÉ DE GOLGI

Comme méthode de recherches, j'ai eu recours au procédé de Golgi dont je vais exposer ici la technique avec quelques détails après en avoir fait un très bref historique.

Lorsque après un séjour suffisant dans une solution de bichromate de potasse on porte une portion quelconque d'un tissu contenant des éléments nerveux dans une autre solution métallique, telle que le nitrate d'argent, il se forme dans l'intérieur de la pièce un sel

chromique de ce dernier métal, lequel a la propriété de se fixer sur les éléments nerveux en formant sans doute avec l'une de leurs parties constituantes une combinaison organique plus ou moins complexe.

Ce fait, que l'histologiste italien C. Golgi* eut le bonheur de mettre le premier en lumière, constitue la base d'une méthode à la fois excellente et très générale de coloration du système nerveux. L'imprégnation chromo-argentique imprime aux cellules des centres comme aux fibres périphériques une coloration noir-mat à contours nettement arrêtés, se détachant vivement sur le fond uniformément jaune clair des préparations. Mais là ne réside pas le seul mérite du procédé : un avantage non moins grand, et particulièrement apprécié dans l'étude des organes centraux de l'innervation, consiste dans ce fait que, contrairement à ce qui se passe pour les autres méthodes, la coloration à l'argent n'atteint pas indistinctement tous les éléments nerveux, mais affecte seulement certains d'entre eux (par un phénomène d'élection dont la cause nous échappe encore) et s'étend à la totalité de ceux-ci. En supprimant la confusion qui résulte inévitablement d'une coloration générale, cette sorte de dissociation chimique rend singulièrement facile l'étude de la morphologie des éléments sans modifier leurs rapports réciproques.

Aussi est-ce de la méthode de Golgi que date l'avènement d'une ère nouvelle et féconde dans la connaissance de la fine structure des centres nerveux, ère brillamment inaugurée déjà par les remarquables travaux de Golgi, Ramon y Cajal, Koelliker, van Gehuchten et von Lenhossék.

* Golgi. — *Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervioso*. — Milan, 1885.

Mon intention n'est pas de faire ici l'histoire de la méthode, mais il me semble nécessaire d'en rappeler les principes généraux avant d'aborder les règles particulières de son application à l'étude des nerfs périphériques.

Trois procédés ont été successivement employés par Golgi et ses imitateurs pour réaliser l'imprégnation au chromate d'argent. On leur a donné les noms de méthode lente, méthode mixte et méthode rapide.

Dans la première, qui occupe aussi chronologiquement la première place, les objets, dont le volume ne doit pas dépasser un ou deux centimètres cubes, sont immergés pendant un temps prolongé mais variable dans une solution de bichromate de potasse à 2 %, puis portés dans un bain d'azotate d'argent à 0,75 %. On obtiendrait des résultats équivalents d'après Golgi, en substituant à l'argent une solution de sublimé à 0,50 % et en y faisant longtemps séjourner les objets. (Ces chiffres sont relatifs à l'étude des centres nerveux.)

Les pièces, dans le procédé mixte, ne sont laissées que quatre à cinq jours dans le bichromate, mais passent ensuite de vingt-quatre à trente heures dans un mélange formé de :

Acide osmique à 1 %, 1 partie.
Bichromate de potasse à 2 %, 8 parties.

Elles sont ensuite placées comme précédemment dans la solution argentique.

Enfin la méthode rapide, qui est actuellement à peu près la seule en usage, ne comporte l'emploi que de deux solutions: la première, à laquelle on donne le nom de mélange de Golgi ou solution osmio-bichromique, a la composition suivante :

Acide osmique à 1 %, 1 partie.
Bichromate de potasse à 3,5 %, 4 parties.

Après un séjour assez court et variable suivant la nature des tissus dans le liquide mixte, les objets sont portés dans la solution d'azotate d'argent à 0,75 ou 1 %.

Les fragments de moelle ou d'encéphale soumis à ce traitement fournissent des résultats inégaux en valeur, mais à peu près constants en ce sens que, parmi les nombreux éléments cellulaires, fibrillaires ou névrogliques du tissu employé, il s'en trouve toujours quelques-uns de colorés. Il n'en va pas de même lorsqu'on se transporte dans le domaine des nerfs périphériques où les éléments relativement rares et souvent isolés du réactif par un revêtement épithélial épais et difficilement perméable fournissent des résultats beaucoup moins encourageants. « Ici, dit von Lenhossék*, l'inconstance des résultats met souvent la patience de l'expérimentateur à une rude épreuve. Mais dans les imprégnations heureuses la précision, la netteté des images, la nouveauté des faits mis en évidence le dédommagent de ses succès. »

Cette inconstance très réelle dans les résultats nécessite l'emploi d'un manuel opératoire soigneusement étudié et sanctionné par de nombreuses expériences. Aussi pensè-je faire œuvre utile en m'étendant un peu sur ce sujet, et, sans entreprendre une étude comparée et critique complète de la méthode, en relatant avec quelques détails la marche que j'ai suivie dans mes recherches personnelles.

Les matériaux dont je me suis servi ont été des lambeaux de muqueuse linguale recueillis dans les régions des papilles fongiformes, caliciformes ou foliées. Ces lambeaux limités par deux traits parallèles de rasoir

* V. Lenhossék. — *Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen.* — Berlin, 1893, p. 13-14.

ont été soigneusement détachés avec la pince et les ciseaux en prenant soin de ne laisser adhérent à la face profonde de la muqueuse que le minimum possible de tissu musculaire. Car, à la nécessité où l'on se trouve de n'opérer que sur des pièces de faible volume, il faut ajouter que les faisceaux musculaires en se rétractant impriment au revêtement muqueux des incurvations gênantes pour la pratique des coupes. Vu la lenteur extrême de pénétration des sels chromiques dans les tissus, la petitesse des objets employés constitue évidemment, pour l'obtention d'une imprégnation complète, une condition favorable mais non absolument indispensable, car des pièces relativement volumineuses m'ont fourni dans plusieurs cas des résultats inespérés.

J'en dirai tout autant de la fraîcheur des matériaux. On a exagéré, ce me semble, l'intervention de ce facteur dans les résultats obtenus. Il ne s'agit pas sans doute dans la méthode de Golgi, comme dans celle d'Ehrlich, d'une fixation vitale du réactif par les éléments nerveux, mais simplement d'une combinaison microchimique ainsi que semblent le prouver les faits de double et de triple imprégnation. J'ai obtenu des résultats tout aussi favorables avec des pièces prises une, deux et même trois heures après la mort que sur celles recueillies immédiatement après avoir sacrifié l'animal. Je suis porté à croire que, dans un délai qui peut atteindre jusqu'à six heures, il est permis d'espérer encore des imprégnations satisfaisantes.

Les embryons de mammifères sont, ainsi que l'expérience me l'a prouvé, beaucoup moins favorables pour l'étude des terminaisons nerveuses gustatives que pour celle des centres de l'innervation. Les imprégnations que j'ai effectuées sur des fœtus humains et des embryons de mammifères se sont toujours montrées incomplètes ; ce fait s'explique par le développement tardif des bour-

geons du goût : l'apparition de ces organes correspondant suivant Lustig³¹, aux tout derniers temps de la gestation (homme, chien), et même aux premières semaines de la vie (lapin). Les animaux jeunes ou adultes m'ont fourni des résultats équivalents.

Les segments de muqueuse isolés sont immédiatement plongés dans le mélange de Golgi, qu'on dit généralement devoir être récemment préparé. Ils ne tardent pas à prendre superficiellement une coloration noire. Quant aux proportions de réactif qu'il faut employer, les auteurs sont peu d'accord sur ce sujet ; je crois que cette quantité peut être un peu plus faible qu'on ne l'indique généralement et il me paraît que dix centimètres cubes de liquide fixateur par segment de muqueuse de quelques millimètres cubes constitue une proportion très largement suffisante.

Une recommandation générale des auteurs qui ont écrit sur la question est de placer les flacons renfermant les pièces à l'obscurité. J'ai suivi ce précepte sans avoir pu me convaincre d'ailleurs, par des expériences comparatives, de son importance réelle.

Je crois par contre à l'utilité du séjour des objets à l'étuve à 30 ou 35°. Que cette pratique agisse en facilitant la pénétration du réactif ou en suppléant à l'insuffisance de la durée d'immersion, elle m'a toujours paru exercer sur les résultats une influence favorable.

Si l'on consulte l'ouvrage cité plus haut de von Lenhossék*, le seul qui renferme une étude technique un peu complète de la méthode, au sujet de la durée d'immersion nécessaire dans le réactif de Golgi, on trouve que cette durée doit être supérieure au temps que l'on emploie pour les centres nerveux et atteindre généra-

* *Loc. cit.*, p. 14.

lement pour les nerfs périphériques, de six à huit jours. Bien qu'ayant obtenu parfois, après des séjours très courts dans le liquide osmio-bichromique, des imprégnations relativement satisfaisantes (deux et même un jour, brebis et rat), j'accepte comme bonne la limite formulée par le professeur de Bâle, une immersion prolongée dans le réactif fixateur, ne paraissant pas avoir les mêmes inconvénients pour les nerfs périphériques que pour les centres.

La nécessité d'une durée d'immersion assez longue permet de conclure à l'extrême lenteur de pénétration du réactif, due peut-être à l'imperméabilité de la couche épithéliale. Cette hypothèse est vérifiée pour la méthode à l'or et autorisée par la constatation fréquente de la rareté des filets nerveux dans l'épithélium. Aussi ai-je tenté de porter directement le réactif au contact des divers éléments anatomiques, par l'intermédiaire du système vasculaire, les pièces étant ensuite immergées comme d'habitude. L'influence nulle de ces injections, poussées cependant jusqu'à l'infiltration œdémateuse de la muqueuse, semble prouver que le séjour prolongé dans le mélange de Golgi n'agit pas simplement en réalisant une pénétration intime, mais que l'imprégnation, pour réussir, nécessite un long contact du réactif avec les éléments anatomiques.

Les pièces, au sortir de la solution osmio-bichromique, sont rapidement lavées à l'eau distillée qui leur enlève l'excès de réactif, ou grossièrement essuyées avec du papier à filtre, puis plongées directement dans la solution argentique, que l'on emploie au titre indiqué et dans des proportions égales à celles du liquide de Golgi. Le précipité brun-rouge de bichromate d'argent, qui apparaît alors sous forme d'un nuage, tantôt garde l'état amorphe, tantôt revêt à la longue une texture cristalline très nette, sans que ces variations puissent

d'ailleurs faire aucunement préjuger du succès de l'imprégnation.

Deux jours d'immersion dans l'argent suffisent d'habitude, mais une durée plus longue ne présente pas d'inconvénients notables. De même que Cajal et van Gehuchten, j'ai obtenu de bons résultats de pièces ayant fait un assez long séjour dans la solution métallique.

La fixation de l'argent sur les éléments anatomiques est manifestement facilitée par l'adjonction à la solution d'une trace d'acide formique. La proportion adoptée dans mes recherches a été d'une goutte d'acide dilué au 1/20^e pour 10 centimètres cubes de solution argentique, soit une proportion de 1 d'acide pour 40 d'azotate d'argent. Je ne sais pourquoi on a attribué l'action favorable de cette addition à une dissolution par l'acide des précipités gênants qui se forment fréquemment dans l'épaisseur des tissus. Les propriétés essentiellement réductrices de l'acide formique doivent surtout entrer en jeu pour favoriser la fixation du sel d'argent sur les éléments nerveux.

Le traitement préliminaire des objets est terminé ; reste à vérifier le succès de l'imprégnation. En effet, vu l'inconstance des résultats, au moins primitifs, il est bon, avant de transformer les pièces en des séries de coupes à conserver, de vérifier si la coloration des éléments nerveux est alors suffisante. Dans ce but, on pratique, sur chacun des morceaux préparés, quelques coupes que l'on examine immédiatement dans l'eau. L'imprégnation est-elle trouvée insuffisante, on soumet de nouveau les pièces au même traitement que précédemment, c'est-à-dire qu'on pratique une deuxième imprégnation.

La méthode de la double imprégnation, imaginée par Cajal pour les centres nerveux, reçoit son application la plus heureuse dans l'étude des nerfs périphériques

et j'adopte entièrement à cet égard l'opinion de v. Lenhossék * qui considère son usage comme le procédé normal à employer pour cette étude.

Pour l'appliquer, on fait de nouveau passer les pièces successivement dans le liquide de Golgi et le nitrate d'argent, en les laissant seulement deux jours dans chacun des réactifs. Les solutions déjà employées peuvent resservir une seconde et même une troisième fois à condition que le mélange de Golgi contienne encore de l'acide osmique et que la majeure partie du sel de la solution argentique n'ait pas été précipitée.

Il est rare qu'une deuxième imprégnation ne fournisse pas plus de résultats que la première; mais il peut se faire que ces résultats soient encore incomplets : une troisième, au besoin même une quatrième immersion dans les réactifs suppléent presque toujours à cette insuffisance de coloration. Il m'est arrivé (porc), après trois échecs complets successifs, d'obtenir par une quatrième imprégnation des résultats positifs. Malheureusement tous les tissus ne se prêtent pas aussi bien à ces manipulations répétées et, notamment chez les vertébrés inférieurs, les lambeaux de muqueuse ne tardent pas à prendre une friabilité telle que leur division par le rasoir devient pour ainsi dire impossible. D'ailleurs cet état extérieur coïncide généralement avec une destruction plus ou moins complète de la coloration élective.

Dès la première imprégnation, les pièces ont acquis une teinte noire uniforme et une consistance suffisante pour les coupes. Celles-ci sont effectuées soit à main levée sur les objets placés entre deux demi-cylindres de moelle de sureau, soit au microtome après inclusion dans la moelle de sureau, le collodion ou la paraffine.

* *Loc. cit.* p., 14.

Les coupes ne doivent pas être trop minces ; aussi le premier procédé suffit-il habituellement pour les objets d'assez petit volume, car il joint à la simplicité, la rapidité de l'exécution. C'est pour ainsi dire le seul auquel j'ai eu recours pour mes recherches.

L'inclusion dans la celloidine ou le collodion réclame certains ménagements, étant donnée l'influence néfaste que semble exercer sur l'imprégnation un séjour prolongé des objets dans l'alcool. Elle devra être exécutée rapidement et l'alcool à 70° sera préféré comme coagulant au chloroforme, ce composé renfermant souvent, quand il est ancien, des proportions notables d'acide chloroxycarbonique.

Quant à la paraffine, mon expérience est insuffisante à son égard et les données des auteurs trop incertaines pour me permettre de rien affirmer sur sa valeur.

Les coupes sont reçues dans l'eau distillée, où il faut éviter de les laisser séjourner trop longtemps ; les plus favorables sont recueillies et portées directement dans l'alcool absolu où on les laisse quelques minutes. On les en retire ensuite et on les fait successivement passer dans l'essence de bergamotte ou de girofle qui les éclairecit et dans le xylol qui enlève l'excès d'essence. V. Lenhossék recommande de ne pas laisser les coupes au delà de quelques minutes dans l'alcool et l'essence et de quelques secondes seulement dans le xylol. De mon expérience personnelle il résulte qu'un séjour assez prolongé, pouvant même atteindre une heure, dans ces différents réactifs n'altère pas sensiblement l'imprégnation, à condition cependant qu'ils soient purs et neutres.

L'expérience a appris que les préparations de Golgi montées dans le baume et placées entre deux lames de verre ne tardent pas à s'altérer sans qu'on ait pu d'ailleurs en découvrir d'autre motif que l'inégale dessic-

cation qui se produit alors dans la masse. Aussi est-il indispensable de porter les coupes retirées du xylol sur une lame couvre-objet, puis de les recouvrir d'une goutte de résine Dammar dissoute dans le xylol. Afin d'éviter les déplacements et les chevauchements qui se produisent souvent dans les coupes avant la dessiccation complète de la résine, après les avoir rangées en séries, je les recouvre d'abord d'une faible quantité d'une solution claire de résine et les dessèche rapidement. Puis je complète l'inclusion par addition de quelques gouttes de solution de baume épaisse. Enfin pour activer cette dessiccation, les préparations sont placées dans l'étuve à 40°, ou au voisinage d'une source de chaleur modérée, en les préservant de la poussière.

Ainsi obtenues, les préparations de Golgi sont fort peu altérables et je n'ai constaté, pour ma part, aucune modification de l'imprégnation, à des intervalles de quatre à cinq mois.

Je n'étudierai pas ici la question si controversée du mode d'action précis de l'imprégnation et des réactions probablement complexes aboutissant à la coloration élective en noir ou rouge-brun des éléments nerveux et sur le siège exact de laquelle les anatomistes ne sont pas encore fixés. Je ferai seulement remarquer que l'élection n'est pas absolue et que différents tissus, étrangers au système nerveux, fixent aussi, quoique avec une inégale intensité, le bichromate d'argent. Tels sont les cellules et les fibres du tissu conjonctif, les cellules du cartilage, les fibres musculaires, les canaux excréteurs des glandes, certains éléments épithéliaux et divers produits de sécrétion.

Quoi qu'il en soit, le procédé de Golgi fournit, principalement pour les nerfs périphériques, des résultats essentiellement inconstants et souvent incomplets;

aussi ne peut-il être considéré comme une véritable méthode histologique, mais comme un simple moyen adjuvant, servant à préciser et à compléter les données obtenues par l'emploi d'autres méthodes.

Je résumerai mon impression sur la méthode de Golgi, relativement à mes recherches, en disant qu'elle procure rarement des succès complets, habituellement des résultats partiels, souvent des déceptions et presque toujours des surprises.

CHAPITRE III

RECHERCHES PERSONNELLES

Le plan que j'adopte pour l'exposé de ces recherches est le suivant :

L'étude des cellules épithéliales sensorielles du bourgeon fera l'objet d'un premier article. Le second sera consacré à un examen complet des fibres terminales et de la manière dont elles se comportent :

1° Dans le tissu conjonctif sous-épithélial;

2° Dans l'épithélium des papilles gustatives; cette manière variant dans ce dernier cas, suivant qu'elles se distribuent aux assises épithéliales intermédiaires aux bourgeons (fibres intraépithéliales), à la périphérie du bourgeon (fibres périgemmales), ou dans l'intérieur même de celui-ci (fibres intragemmales).

En dernier lieu, j'étudierai certaines cellules multipolaires que la méthode de Golgi révèle en assez grand nombre dans le tissu conjonctif des papilles et de la muqueuse environnante, cellules dont la nature est encore inconnue.

ARTICLE I^{er}. — CELLULES DES BOURGEONS

Au point de vue purement morphologique, il y a lieu de distinguer parmi ces cellules deux variétés, auxquelles on a donné les noms de *cellules de revêtement*, ou mieux *de soutien* et de *cellules gustatives* ou *sensorielles* proprement dites. J'adopterai ces dénominations.

tions consacrées par l'usage en leur reprochant toutefois de préjuger d'une signification physiologique encore mal établie.

§ I. — *Cellules de soutien.*

(Cellules de recouvrement. — *Deck-ou Stützzellen.*)

Ces éléments (Pl. IV et V) peuvent se rencontrer dans toutes les régions du bourgeon, ainsi que l'ont démontré Merkel et Ranvier. Mais c'est, sans contredit, à la périphérie qu'ils existent avec le plus d'abondance. Contrairement à l'avis de von Lenhossék⁴², ils m'ont paru se colorer aussi fréquemment par la méthode de Golgi que les cellules du second groupe. Leur forme générale est assez constante, du moins pour les plus excentriques, et en relation directe avec leur situation et leurs rapports. Elles sont régulièrement incurvées et le noyau se rencontre vers la partie moyenne du corps cellulaire. L'extrémité périphérique ou superficielle est conique; l'extrémité profonde habituellement élargie en pied ou renflée en massue. Il n'est pas rare aussi de voir cette extrémité divisée en plusieurs prolongements d'épaisseur et de longueur variées. Leur contour est irrégulier, parfois dentelé; une seule fois j'ai vu l'une d'elles (chien) présenter une échancrure ou encoche latérale bien marquée. (Pl. V, fig. 2, 3.)

Tandis que les cellules dites gustatives se colorent par le chromate d'argent en noir plus ou moins pur, les cellules recouvrantes prennent une teinte rouge-brun, relativement claire. Von Lenhossék⁴², qui signale le premier ce fait, le considère comme spécial à cette catégorie d'éléments. Il ne me semble pas qu'on puisse

faire de cette particularité un signe caractéristique des cellules de soutènement, ni à plus forte raison la rattacher à un mode de réaction chimique propre, correspondant à une différenciation histologique moins complète ou à des qualités physiologiques distinctes.

La teinte claire des cellules de soutien doit être attribuée plutôt, à mon avis, à l'aplatissement et à la minceur de ces éléments cellulaires. Souvent on reconnaît à leur surface des plissements irréguliers se traduisant par des lignes plus sombres. Dans les cellules gustatives au contraire, dont la forme est irrégulièrement cylindrique, les prolongements plus épais et moins larges présentent habituellement une teinte plus foncée.

Si l'on admet que le noyau ne se colore pas et que le protoplasma seul est le siège de la réaction noire, on aura l'explication de ce fait également bien observé, que la présence du noyau se traduit généralement par une tache claire sur le corps cellulaire des éléments sensoriels, la couche protoplasmique se présentant naturellement sous une épaisseur moindre à son niveau, sur ces éléments fusiformes que dans son voisinage immédiat.

La forme aplatie des cellules de soutènement explique les aspects variés sous lesquels elles se présentent, suivant qu'elles apparaissent de champ ou de face à l'œil de l'observateur. (Pl. IV, fig. 5.)

Les digitations qu'offre si fréquemment l'extrémité centrale de ces cellules sont en nombre variable; généralement il en existe deux. Parmi elles, les unes atteignent la limite profonde du bourgeon et de l'épithélium. D'autres, au contraire, s'arrêtent à différentes hauteurs, parfois réduites à de simples épines latérales. (Pl. IV, fig. 1 *a*, 2 *a*, 3 *c* et pl. V, fig. 2 *b* et 9 *a*.) Enfin, bien que se détachant habituellement du pôle

inférieur du renflement nucléaire, on voit parfois ces prolongements prendre naissance sur le pôle supérieur ou même dans la portion du corps cellulaire sus-jacente au noyau. (Pl. V, fig. 1 et 2 *b*.)

§ II. — *Cellules gustatives.*

(Cellules sensorielles. — *Sinnes-Schmeck-ou Geschmackszellen.*)
(Pl. I, IV et V.)

Sous ce titre, on groupe des éléments fusiformes comme les précédents, mais plus allongés qu'eux et dont les trois parties constituantes : noyau, prolongement central et prolongement périphérique, sont nettement distinctes. Le corps cellulaire, dans son ensemble, est fortement coloré et régulièrement limité. Le noyau, ovalaire à grand axe confondu avec celui de la cellule, traduit sa présence par un épaississement marqué et un éclaircissement local du corps cellulaire. Son siège, ainsi que l'a signalé von Lenhossék, est très inconstant, d'où une variabilité considérable dans la longueur relative des deux prolongements. Généralement situé plus près du pore du goût que de la base du bourgeon, le renflement nucléaire peut descendre pour ainsi dire jusqu'à la limite profonde de l'assise épithéliale et réduire à une saillie conique à peine appréciable l'expansion centrale. (Pl. IV, fig. 1 *b*, 3 *b*, 21 *a* et pl. V, fig. 3 et 15.) C'est à la même cause qu'il faudrait rattacher la différence d'épaisseur des deux prolongements, le plus court étant naturellement le plus épais. A l'irrégularité de la situation du noyau, il faut joindre des variations, moins étendues toutefois, dans ses dimensions. Les figures 4 *a* et 17 (pl. IV) en fournissent deux exemples assez caractérisés.

Suivant Schwalbe³⁶, l'expansion périphérique est épaisse comparativement au prolongement central. Cet auteur en distingue de deux formes caractérisant deux variétés de cellules gustatives : les cellules à bâton (*Stabzellen*) et les cellules à pointe (*Stiftchenzellen*). En comparant les images fournies par la réaction noire à celles que figure l'auteur allemand, j'inclinerais à penser que les dernières sont sinon les seules, du moins de beaucoup les plus fréquentes. Rectilignes pour les éléments centraux, les prolongements périphériques montrent pour les superficiels, quelle qu'en soit d'ailleurs la nature, une incurvation assez brusque, avant leur issue par le pore du goût.

Jusqu'à ces tout derniers temps on attribuait volontiers à l'expansion centrale la valeur d'un cylindre-axe ; Schwalbe³⁶ lui-même, qui n'avait pu constater d'union directe entre les fibres et les cellules, fait cette remarque que le prolongement profond des cellules sensorielles se comporte, sous l'influence du réactif, comme un cylindre-axe : l'acide chromique et les bichromates lui impriment un aspect moniliforme. Cette propriété que la méthode de Golgi n'a jamais révélée à Retzius m'est apparue assez nettement dans plusieurs préparations. (Pl. I, fig. 4 et pl. V, fig. 3, 12 et 18) ; mais dans l'immense majorité des cas l'extrémité du prolongement central était ou bien coupée carrément, ou bien (et c'était le cas habituel) élargie en pied ou renflée en sphérule irrégulière, le renflement basal étant d'ailleurs d'importance très inégale.

Le chromate d'argent fait quelquefois aussi apparaître l'état variqueux sur le prolongement périphérique ; mais, vu la rareté du fait, je ne saurais affirmer s'il n'y a pas lieu de l'attribuer à une imprégnation irrégulière.

Il n'est pas très rare d'observer des bifurcations ou même des dédoublements complets de l'expansion profonde. Le fait m'a paru cependant moins fréquent que pour les cellules du premier groupe. (Pl. V, fig. 15 et 18.)

Enfin, bien qu'il s'arrête d'ordinaire à la limite profonde de la couche épithéliale ambiante et quelquefois même avant de l'atteindre (imprégnation incomplète), on voit exceptionnellement le prolongement central dépasser cette limite et s'enfoncer par son pied élargi dans le tissu conjonctif sous-jacent. (Pl. V, fig. 3.)

En regard de cet ensemble de caractères spéciaux à chacune des catégories de cellules, il existe entre les éléments des deux groupes une série d'analogies dans leurs propriétés morphologiques, leur réaction histo-chimique et leurs relations avec les terminaisons fibrillaires des nerfs. Laissant de côté ce dernier point qui trouvera place à l'article suivant, qu'il me suffise de constater que, de même qu'avec la méthode de l'or, les cellules du bourgeon réagissent par le procédé de Golgi comme les éléments nerveux. Leur coloration est plus rapide et beaucoup plus facile que celle des filets nerveux ambiants. Comme on l'a vu, le noyau apparaît d'habitude sous forme d'une tache claire. Mais cette règle n'a rien d'absolu et la disposition inverse peut s'observer. (Pl. IV, fig. 2 *b* et 4.)

Leurs dimensions diffèrent un peu non seulement d'espèce à espèce, mais encore chez un même individu suivant le point observé de la région des bourgeons. Courtes et trapues chez la souris, elles présentent des dimensions un peu supérieures chez l'homme et le lapin; elles sont un peu plus allongées et de taille à peu près égale chez le chien, le chat, le porc, la brebis, le rat etc. Les figures des planches IV et V, représen-

tées toutes à un grossissement semblable, fourniront une idée générale de ces variations génériques et individuelles.

Enfin à côté de formes nettement caractérisées, il en existe d'autres dont les caractères intermédiaires s'opposent à une classification sûre et quelques-unes enfin, beaucoup plus difficiles à interpréter (pl. V, fig. 17), qu'on se voit forcé d'attribuer soit à une présentation anormale de l'élément, soit à des phénomènes d'imprégnation incomplète ou irrégulière, soit enfin à la présence dans le bourgeon de cellules migratrices.

ARTICLE II. — TERMINAISONS NERVEUSES

§ I. — *Nerfs du stroma des papilles.*

Bien avant que l'on connût la destinée ultime des nerfs gustatifs, les anatomistes en avaient décrit la distribution dans le stroma des papilles linguales. On voyait des faisceaux aborder en nombre variable la base de la papille, se ramifier dans son intérieur et s'étaler au-dessous de l'épithélium en un riche plexus entremêlé de cellules ganglionnaires et de noyaux. (Couche des grains du goût. — Krause ¹⁷.)

Sur une coupe transversale passant par l'axe d'une papille caliciforme (pl. II, fig 1), on voit effectivement les nerfs s'enfoncer dans le stroma papillaire sous forme d'un faisceau assez volumineux de fibrilles parallèles légèrement onduleuses et généralement lisses. Souvent aussi on observe latéralement des faisceaux plus petits montant directement vers la face profonde

de l'assise épithéliale. C'est aux dépens de ceux-ci que se constitue en grande partie le plexus de la région des bourgeons ou plexus sous-gemmal. Le faisceau central divisé partage inégalement ses éléments ramifiés : le plus grand nombre de ceux-ci s'élève jusqu'au sommet de la papille, courant au-dessous de l'épithélium de la surface libre et s'entrecroisant en tous sens ; le reste s'infléchit latéralement en renforçant les faisceaux latéraux et va concourir pour sa part à la constitution du plexus sous-gemmal. A mesure qu'on se rapproche de la surface épithéliale, le nombre des fibres à bords lisses diminue, en même temps qu'augmente celui des fibrilles variqueuses, et, dans le plexus sous-gemmal, on ne retrouve pour ainsi dire plus que de minces filets moniliformes.

Un seul faisceau médian se rencontre habituellement dans les papilles fongiformes et se ramifie richement pour se résoudre, en définitive, en une multitude de fibrilles presque parallèles, dont la plus grande partie s'enfonce dans les papilles secondaires vers les capillaires sanguins les plus superficiels.

La disposition apparaît moins nette sur des coupes d'organe folié perpendiculaires aux crêtes. Ici le plexus sous-gemmal semble naître de fibrilles isolées ou réunies en petits groupes : rarement on voit un faisceau distinct concourir seul à sa composition. La constitution réelle paraît être la suivante (pl. I, fig. 1 *f*) : un faisceau courant au-dessous de chacune des crêtes et parallèlement à sa direction, émet des branches verticales qui, après un court trajet, se bifurquent ; chacun des rameaux collatéraux de division va prendre part à la constitution du plexus sous-gemmal du revers correspondant du sillon. Dans l'espace conjonctif intermédiaire aux deux plexus sous-gemmaux on ne rencontre pas de fibrilles ainsi qu'au-dessous du revêtement épi-

thélial de la surface libre ; à peine voit-on quelques filets grêles accompagner les vaisseaux dans les replis dermiques de l'épithélium.

Quoi qu'il en soit de ses origines, le plexus sous-gemmal forme un feutrage extrêmement dense comprenant des fibres flexueuses et variqueuses à direction générale ascendante, entremêlées d'autres faisceaux à direction oblique ou perpendiculaire aux premières. Pour se rendre un compte précis de ses rapports et de sa constitution, il est bon d'en prendre une vue de face en examinant, par leur face profonde, des coupes verticales pratiquées tangentiellement à la surface latérale d'une papille caliciforme ou parallèlement à la direction des crêtes dans l'organe folié. On le voit alors se présenter sous forme d'un très riche lacis doublant la face profonde de l'épithélium dans toute la région des bourgeons, et parfois on y distingue (lapin) des séries de faisceaux verticaux et parallèles correspondant aux rangées verticales des bourgeons. (Pl. II, fig. 3 et pl. III, fig. 1.)

En raison même du nombre et de l'intrication des fibres qui le constituent, il est bien difficile d'affirmer s'il y a véritablement réseau* ou simple entrelacement des filets. Je n'ai jamais pu pour ma part en acquérir la certitude et, malgré leurs inflexions nombreuses et leurs divisions, les fibrilles m'ont paru posséder le plus souvent une direction générale commune. Aussi préféré-je au terme de plexus celui de couche fibrillaire sous-épithéliale.

* Vu les confusions fréquentes auxquelles donne lieu l'emploi des termes de plexus et de réseau, je tiens à bien fixer le sens que je leur attache. Avec Waldeyer, Rosenberg et la plupart des anatomistes, je considérerai le mot réseau comme impliquant une fusion réelle entre les éléments, réservant le mot plexus pour désigner un entrecroisement rétifforme mais dépourvu d'anastomoses, un échange d'éléments sans fusion de substance.

§ II. — *Nerfs de l'épithélium des papilles.*

Du plexus sous-gemmal naissent les terminaisons nerveuses proprement dites. En règle générale, ces fibrilles terminales sortent isolément du plexus et pénètrent dans la couche épithéliale suivant une direction perpendiculaire ou plus ou moins oblique.

On peut en distinguer trois groupes en se fondant sur leur mode de distribution : celles qui se ramifient dans l'épithélium intermédiaire aux bourgeons (fibres intergemmales, interbulbaires, inter- ou intraépithéliales).

Celles qui se distribuent à la périphérie des bourgeons (péribulbaires, périgeminales);

Celles enfin qui sillonnent en tous sens les bourgeons eux-mêmes, s'insinuant entre les cellules qui prennent part à leur constitution (intraulbaires ou intrageminales).

FIBRES INTERGEMMALES

Ces fibres se colorent assez vivement par la méthode de l'or, aussi leur découverte a-t-elle précédé de plusieurs années celles des terminaisons directement annexées aux bourgeons. Ce sont elles aussi que le procédé à l'argent fait apparaître en premier lieu.

Qu'elles naissent du milieu du plexus sous-épithélial ou se détachent successivement comme collatérales d'un tronc courant au-dessous de l'épithélium, ce qui s'observe fréquemment (Pl, I, fig. 1), on les voit s'élever dans l'intervalle des bourgeons sous forme de fibrilles plus ou moins épaisses, à peu près lisses et ne présentant, au cours de leur trajet, que des inflexions latérales

légères. Elles cheminent à peu près parallèlement l'une à l'autre ou en divergeant faiblement et arrivent, pour la plupart, au voisinage immédiat de la surface épithéliale. Quelques-unes s'y terminent tout de suite par un petit bouton. (Pl. IV, fig. 5.) Mais la majeure partie d'entre elles s'incurvent alors brusquement à angle droit et cheminent quelque temps dans les couches les plus superficielles de l'épithélium, avant de se terminer par un petit renflement ovalaire ou arrondi. (Pl. I et II, fig. 1 et 2.) Il est habituel aussi de les voir décrire un demi cercle complet, mais de court rayon et affecter, comme le dit von Lenhossék, une terminaison en hameçon. L'exagération de cette disposition se traduit dans quelques fibrilles par un trajet un peu plus compliqué : arrivé très près de la surface libre, le ramuscule terminal revient sur lui-même et prend fin après un trajet récurrent d'importance variable, à différentes hauteurs de l'assise épithéliale, parfois même dans le voisinage immédiat de sa limite profonde. Enfin, dans les cas les plus complexes, on voit la fibrille s'infléchir une deuxième fois et, remontant de nouveau vers la surface, s'y terminer comme ses congénères, directement issues du plexus profond. (Pl. I et II, fig. 1 et 2 a'.)

Chemin faisant, les fibrilles intraépithéliales émettent des collatérales ou se divisent dichotomiquement. Ces divisions, que j'ai fréquemment observées chez le chat (Pl. V, fig. 9 b), m'ont paru moins communes chez le lapin. Il existe enfin un troisième mode de ramifications que j'ai rencontré surtout chez le mouton : c'est la division en touffes ou en pinceaux. On voit, dans ce cas, un filet se résoudre brusquement, après sa pénétration dans l'épithélium, en un nombre variable, souvent assez grand, de fibrilles légèrement divergentes, qui peuvent se subdiviser à leur tour. (Pl. II, fig. 1 a'').

Les fibres intergemmales les plus voisines du bourgeon s'accommodent à sa forme, en s'incurvant parallèlement à sa surface dans une partie de leur trajet, puis reprennent leur direction verticalement ascendante jusqu'à la surface épithéliale.

Au niveau du plateau des papilles caliciformes et fongiformes, on voit (chat, brebis) les fibrilles nerveuses s'agencer en des sortes d'anses souvent annexées aux anses capillaires des papilles secondaires et se prolongeant dans le revêtement épithélial. (Pl. II, fig. 1 *d.*)

L'existence d'anastomoses est difficile à constater avec certitude, étant données les ramifications nombreuses émises par les fibres et leurs directions des plus capricieuses et souvent récurrentes, aboutissant par places à un entrecroisement plexiforme, dans lequel il devient extrêmement délicat de décider s'il s'agit d'une simple émission de collatérales ou d'anastomoses avec une fibre d'autre origine.

FIBRES PÉRIGEMMALES

Quand une imprégnation massive du bourgeon n'y met pas obstacle, on peut reconnaître l'existence, à la périphérie de celui-ci, d'un système de fines fibrilles entrecroisées, s'appliquant exactement sur toute sa surface et l'enveloppant dans son ensemble comme d'un filet.

A la constitution de cette enveloppe fibrillaire prennent part un grand nombre de filaments nerveux minces, fortement variqueux, comparables à des séries de gouttelettes noires réunies par des anastomoses extrêmement fines. Issus de la couche fibrillaire sous-gemmale, ces filaments sont peu flexueux, présentent une direction générale semblable et marchent, en se

divisant parfois, vers le pore gustatif, à proximité duquel ils se terminent par de petits boutons. De là résulte que le lacis formé à la base du bourgeon par leur entrecroisement ne tarde pas à s'éclaircir puis à disparaître presque totalement, à mesure que les fibrilles s'élèvent et prennent une direction sensiblement parallèle, pour se reconstituer ensuite partiellement par leur convergence au pourtour du pore.

Cette disposition apparaît nettement sur des coupes tangentielles de papilles caliciformes ou fongiformes, comprenant la région profonde de la couche épithéliale doublée du plexus sous-gemmal. (Pl. III, fig. 3 *b*.) Sur de telles coupes examinées par leur face profonde, on voit, quand la couche fibrillaire n'est point trop épaisse, une série de fibrilles s'en détacher, s'appliquer étroitement à la base du bourgeon, contourner celui-ci en divergeant, et, toujours étroitement appliquées à sa surface, se diriger toutes vers le pore gustatif. (Pl. II, fig. 3.) Des coupes semblables, portant sur les couches supérieures de l'épithélium et examinées par leur face superficielle, montrent la disposition des fibres périgemmales sur le pôle supérieur du bourgeon. (Pl. III, fig. 1.) On reconnaît ainsi que leurs renflements terminaux forment une sorte de couronne autour du pore gustatif.

Bien qu'entrecroisées richement au niveau du pôle inférieur, les fibres périgemmales ne semblent pas s'anastomoser entre elles. Leurs branches collatérales se terminent toutes librement et à diverses hauteurs par un petit bouton, quelquefois après un trajet récurrent. (Pl. IV, fig. 6 et Pl. V, fig. 5 et 14.)

Dans le cas d'imprégnation incomplète, l'enveloppe fibrillaire des bourgeons ne se révèle que par un fin pointillé situé au voisinage du pore gustatif, et dans lequel on reconnaît çà et là des fragments de fibrilles. (Pl. IV, fig. 18 et 19.)

Par leur face externe ou épithéliale, les fibrilles périgemmales émettent des ramuscules collatéraux qui pénètrent dans l'épithélium intergemmal, pour s'y terminer à la manière des fibrilles du premier groupe. D'autres collatérales très fines paraissent naître de leur face gemmale, pour s'insinuer dans les couches les plus superficielles des cellules recouvrantes et s'y terminer après un court trajet.

FIBRES INTRAGEMMALES

Issues comme les précédentes de la couche fibrillaire sous-gemmale, ces fibres s'enfoncent immédiatement dans la base du bourgeon et le sillonnent ensuite, dans toute son étendue, de leurs nombreuses ramifications. Tantôt elles se présentent sous forme de filets presque rectilignes, lisses ou très légèrement variqueux, montant perpendiculairement dans le bulbe et se terminant au voisinage du pore gustatif, après avoir souvent émis des faisceaux collatéraux. (Pl. IV, fig. 21 et pl. V, fig 4 et 11 c.) Une fois j'ai vu (chien, pl. V, fig. 6) ces fibrilles affecter un mode de terminaison spécial. Arrivées au voisinage du pôle supérieur du bourgeon, elles se repliaient plusieurs fois sur elles-mêmes, suivant des courbes de très court rayon et portaient, à l'extrémité de cette partie fortement ondulée, un très petit renflement terminal.

Tantôt on les voit naître par un petit nombre de filets assez épais qui ne tardent pas à se ramifier à plusieurs reprises et à s'anastomoser entre eux. Cette dernière catégorie de filets est remarquable par son extrême varicosité et sa flexuosité toute spéciale. (Pl. IV, fig. 10, 11, 13.)

Des filets émanés du plexus sous-gemmal se détachent,

dans l'intérieur du bourgeon, des fibrilles en très grand nombre qui s'élèvent dans l'interstice des cellules tant périphériques que centrales, en s'accommodant à leur forme souvent très irrégulière. Aussi les voit-on présenter des bifurcations répétées et émettre dans toutes les directions des ramuscles terminaux tantôt courts, tantôt assez longs, souvent récurrents. Bien que très flexueuses dans l'ensemble de leur trajet, ces fibrilles semblent composées de lignes brisées successives : entre chaque renflement en forme de gouttelette s'étend une très fine trainée noire et rectiligne, en sorte que les images fournies offrent un aspect très comparable à celui de constellations dont les différentes étoiles seraient unies par des traits déliés. Le volume des saillies variqueuses varie beaucoup, depuis les dimensions d'un point à peine perceptible jusqu'à une taille qui peut atteindre la moitié de celle d'un noyau cellulaire. Parfois la continuité semble interrompue entre deux épaississements et le trajet de la fibrille n'est représenté dans leur intervalle que par un pointillé plus ou moins distinct. En général les portions intermédiaires sont d'autant plus grêles que les renflements qui les limitent sont plus volumineux et plus rapprochés : ce qui semble indiquer que la varicosité est due, comme on l'a dit, à un processus de coagulation déterminé par l'action des réactifs et aboutissant à la réunion en gouttelettes du plasma inter ou péri-fibrillaire. Les points de bifurcation des filets ou d'émergence des collatérales sont toujours marqués par un épaississement.

Certaines coupes permettent de constater les relations qui unissent les cellules et les fibres ; on voit dans quelques cas (pl. IV, fig. 11), quand la cellule présente une teinte assez claire, une fibrille s'enrouler étroitement autour d'elle et parfois la couvrir de ses

collatérales. Plus souvent on rencontre, au centre d'un bourgeon dont les cellules sont demeurées incolores, les fibrilles intragemmales agencées en une sorte de petit plexus secondaire dont la forme allongée reproduit complètement la configuration extérieure d'une cellule. (Pl. IV, fig. 6 *a*, 7 et pl. V, fig. 11 *a*.)

Dans un cas (pl. IV, fig. 17) l'accolement de la fibrille au corps cellulaire était si intime qu'il fallut l'emploi d'un fort grossissement et un examen des plus attentifs pour constater l'existence de la fibrille qui ne décelait sa présence que par quelques épaississements nodulaires faisant saillie sur les bords de l'élément épithélial.

Il existe donc d'importantes relations entre les cellules du bourgeon et les terminaisons intragemmales; quant à la continuité directe reconnue par Fusari et Panasci au moyen du procédé de Golgi, l'examen de plusieurs centaines de préparations n'a pu m'en faire reconnaître l'existence. La plupart du temps, on voit l'expansion centrale des cellules se terminer carrément et librement, sans présenter avec les fibrilles d'autre rapport que des relations de proximité. Assez souvent on voit, de la façon la plus manifeste, une fibrille croiser perpendiculairement ce prolongement; mais dans quelques cas l'erreur est plus facile et j'ai figuré, en 7 et 21 *a* de la planche IV, des images où une inspection superficielle aurait pu faire admettre une continuité réelle. Un examen plus approfondi ne tardait pas à infirmer cette supposition. L'usage judicieux du diaphragme ou de la vis micrométrique, ou l'emploi d'un grossissement plus fort venait, dans la presque totalité des cas, démontrer qu'il s'agissait non pas d'une fusion des deux éléments, mais d'une superposition exacte ou d'un accolement étroit. Je dis: presque toujours, car dans des circonstances exceptionnelles, à la vérité, la

méthode de Golgi s'est trouvée incapable de trancher la question avec toute certitude ; mais le fait est, je le répète, tellement exceptionnel et la proportion des observations inverses si infiniment supérieure qu'on se trouve autorisé, je crois, à ne pas tenir compte d'exceptions si rares et à les rattacher aux imperfections du procédé de coloration.

Ça et là on observe sur des coupes parallèles à l'axe des bourgeons, c'est-à-dire perpendiculaires, dans l'organe folié, à la direction des crêtes, au centre de ces bourgeons des bouquets de fibres intragemmales isolément colorées. (Pl. IV, fig 14.) On y rencontre aussi de petites arborisations terminales en touffes irrégulières (pl. IV, fig. 9 et 15, pl. V, fig. 7) formées d'une série de petits prolongements rectilignes ou incurvés, variqueux et toujours terminés par un épaississement, de volume d'ailleurs inconstant. Enfin, un certain nombre de fibres intragemmales se terminent au voisinage immédiat du pore ; d'autres se perdent à différentes hauteurs dans l'intérieur du bourgeon.

A cet ensemble de fibres entrecroisées Retzius⁴¹ a donné le nom de « plexus intrabulbaire », qui me paraît justifié. Quant à décider la part exacte qu'il prend à l'innervation des cellules recouvrantes, et à affirmer s'il existe des anastomoses entre ses branches et les ramuscules issus du plexus périgemmal, les images obtenues, malgré leur netteté, ne permettent pas de le faire, la faible coloration du fond s'opposant à une localisation suffisamment précise des divers éléments fibrillaires.

C'est sans doute cette difficulté de localisation qui fit méconnaître à von Lenhossék⁴² l'existence du plexus intragemmal. De fait, il serait malaisé d'en acquérir la certitude par la simple inspection de coupes transversales de papilles, qui ne fournissent que des vues

latérales des bourgeons. Beaucoup plus instructive est l'étude de coupes tangentiellles à la surface gemmale qui montrent les bourgeons vus de face par leur hémisphère supérieur, ou présentent, ce qui vaut mieux encore, des coupes transversales des bourgeons. Sur de pareilles préparations (pl. III, fig. 1), on reconnaît sans peine outre les fibres intergemmales (*d*), qui apparaissent sous forme de points noirs dans les intervalles séparant les espaces clairs qui correspondent à la coupe du bourgeon, les fibres périgeminales qui limitent ces espaces et, dans leur intérieur, se montrant comme de courtes lignes extrêmement flexueuses, les portions colorées du plexus intragemmal (*cc*). En élevant ou en abaissant progressivement l'objectif, il est facile de suivre dans toute la hauteur du bourgeon le trajet de ces dernières fibres. On les voit alors s'élever ou s'enfoncer entre les cellules en s'infléchissant maintes fois sur elles-mêmes et en émettant à diverses hauteurs des ramuscules collatéraux. (Pl. III, fig. 3 *a*). Si le plexus intragemmal est coloré dans sa totalité, on ne reconnaît plus qu'un inextricable lacis de fibrilles variqueuses sillonnant le bourgeon en tous sens et s'entrecroisant dans toutes les directions.

ARTICLE III. — CELLULES SOUS-ÉPITHÉLIALES.

Tous les auteurs ont admis l'existence, dans le stroma des papilles et le plexus sous-épithélial, de cellules ganglionnaires nombreuses qu'ils assignent comme origine à la plupart des fibres pâles qui sillonnent la muqueuse dans son chorion et son épithélium. (Ranvier ³², Schwalbe ³⁶, Hermann ³⁸, Drasch ³⁷, etc.) Par l'application du procédé de Golgi, Fusari et Panasci ⁴⁰ en reconnurent deux variétés. Retzius ⁴¹ enfin et

von Lenhossék ⁴² les retrouvèrent et en décrivirent les caractères sans pouvoir en fixer la valeur ni la signification.

Mes propres recherches ont confirmé en grande partie les données de ces derniers auteurs relativement à la morphologie de ces éléments. Chez toutes les espèces étudiées, j'ai pu reconnaître l'existence en différents points de la muqueuse linguale d'éléments cellulaires spéciaux, doués d'une affinité très marquée pour le chromate d'argent et munis de prolongements longs, flexueux et ramifiés. Ces éléments, que Retzius n'observa que chez le chien et von Lenhossék chez le lapin, peuvent se rencontrer dans tous les points du derme muqueux, en affectant toutefois une prédilection marquée pour les régions riches en nerfs : tissu conjonctif sous-épithélial et base des papilles. (Pl. II, fig. 1.)

Ce sont des cellules habituellement bipolaires, à corps ovalaire, de volume à peu près égal à celui du renflement nucléaire des cellules des bourgeons. Les deux prolongements, toujours volumineux à leur origine, s'échappent de chacun des pôles pour s'insinuer entre les faisceaux connectifs du tissu cellulaire ambiant dont ils suivent toutes les inflexions. Chacun d'eux ne tarde pas d'habitude à se diviser et la division survient même parfois si près de l'origine que l'on voit deux ou trois expansions s'échapper d'un seul pôle cellulaire.

Un caractère commun à la plupart de ces expansions consiste dans une terminaison brusque ; presque toujours on les voit subitement interrompues dans leur trajet comme brisées et, quand cette interruption survient près du corps cellulaire, ou de l'expansion principale, s'il s'agit d'un rameau collatéral, elles ne se présentent plus que comme de simples épines.

Beaucoup d'entre les prolongements issus d'un même pôle présentent une tendance curieuse à se

grouper en faisceaux dont les éléments onduleux et enchevêtrés figurent parfois une sorte de queue de cheval.

Les quelques types que j'ai représentés dans les planches I (fig. 3, 5, 6 et 7), III (fig. 1 *f*), IV (fig. 16) et V (fig. 16) montrent les analogies qui unissent ces éléments dans les différentes espèces animales. Pourtant, de l'une à l'autre on peut observer quelques variations dans leur répartition et leur mode de coloration.

Chez le lièvre et le lapin (Pl. IV, fig. 16) je ne les ai rencontrés qu'au niveau du plexus sous-gemmal. Sur des coupes transversales des feuillettes, on les voit répartis en assez petit nombre dans les couches les plus profondes de ce plexus et étendant parallèlement à la direction des fibres nerveuses leurs ramifications principales. Des coupes parallèles les montrent en plus grand nombre, mélangées aux fibrilles nerveuses qui croisent leurs prolongements dans toutes les directions. Malheureusement il n'est souvent pas facile d'en observer de complets, ces éléments paraissant, surtout s'ils sont groupés, jouir de la propriété de devenir un centre de réduction pour l'argent, ce qui se traduit par l'apparition à leur niveau de précipités gênants qui les voilent dans une partie de leur étendue.

C'est au-dessous de la surface épithéliale du plateau et spécialement vers les angles latéraux (pl. I, fig. 2) qu'on trouve dans les papilles circumvallées du chien les cellules les plus nombreuses. Elles forment de petits groupes de trois à six éléments qui affectent une direction générale perpendiculaire à la surface. Plongées en grande partie dans le conjonctif sous-épithélial, elles envoient dans les papilles coniques secondaires une ou plusieurs expansions qui ne paraissent pas pénétrer dans l'épithélium. Latéralement on en voit aussi,

mais en proportion plus faible, au-dessous du plexus sous-jacent aux bourgeons : leur disposition se rapproche alors beaucoup de celle qu'on observe chez le lapin.

Les deux mêmes variétés se retrouvent chez la brebis ; mais c'est chez cette dernière espèce que j'ai rencontré avec le plus de constance des cellules ramifiées dans le stroma de la base des papilles, tant fongiformes que caliciformes. Ce sont (pl. I, fig. 3, 5, 6 et 7) d'ordinaire des éléments nettement fusiformes, bipolaires, dirigés parallèlement à l'axe de la papille. Les deux prolongements sont de dimensions et de volume relatifs variables, mais toujours assez régulièrement onduleux, nettement limités, parfois légèrement variqueux et colorés d'habitude en noir mat. Bien que le plus souvent ils se ramifient à plusieurs reprises, leurs rameaux, parfois récurrents et fort longs, sont toujours en assez petit nombre.

Une interruption brusque, si elle constitue le mode de terminaison de beaucoup le plus habituel de ces expansions, n'en est cependant pas le seul : il m'est arrivé dans quelques cas de voir l'une d'entre elles s'effiler progressivement en une mince fibrille, ou donner naissance, par son extrémité rompue, à un filament variqueux très fin. (Pl. I, fig. 6 et 7.) J'ajoute de suite que jamais je n'ai pu constater l'union de cette terminaison effilée avec une fibrille nerveuse émanée d'ailleurs, non plus que sa pénétration dans l'épithélium.

Des éléments en tout semblables me sont apparus irrégulièrement disséminés dans tout le stroma papillaire chez l'homme (pl. V, fig. 16) ainsi que dans le conjonctif basal de l'organe folié du porc.

J'ai rencontré enfin, non plus dans les papilles gustatives elles-mêmes, mais dans la muqueuse avoisinant immédiatement les papilles caliciformes et fongiformes

chez la brebis et le porc, des formes cellulaires que je considère comme plus intéressantes. (Pl. II, fig. 1 b.) Il s'agit d'éléments bipolaires encore, mais extrêmement allongés et généralement rectilignes, qui sont entièrement contenus dans les très fines papilles vasculaires qui s'enfoncent dans le revêtement épithélial si épais de la région. Le corps cellulaire se présente comme un renflement fusiforme de volume moyen, unissant les deux prolongements. Ceux-ci sont lisses, régulièrement ondulés et présentent certains caractères distinctifs.

Le prolongement périphérique est habituellement plus long, plus épais et parfois un peu variqueux. Sa teinte est souvent plus claire que celle du corps cellulaire. Il se termine en s'amincissant rapidement vers le sommet de la papille dermique, ou même entre les couches les plus profondes de l'épithélium. Dans quelques cas j'ai vu cette extrémité entrer en relation médiate avec un élément allongé, de forme analogue à celle d'une cellule périphérique des bourgeons et coloré comme elle. L'expansion cellulaire semblait se résoudre dans son voisinage en un pointillé indistinct. (Pl. III, fig. 6.)

Bien qu'habituellement unique, du moins à son origine, le prolongement périphérique peut être double ; dans ce cas, les deux expansions montent parallèlement. Plus souvent, on le voit se ramifier. Dans quelques cas spéciaux le prolongement central paraît manquer (Pl. III, fig. 8), et l'on voit alors le corps cellulaire, dont la forme devient semi-lunaire, émettre par ses cornes deux prolongements parallèles et superficiels. Enfin, des formes unipolaires (pl. III, fig. 11) se rencontrent de temps à autre, et c'est ici encore l'expansion profonde qui lui fait défaut. Le prolongement unique ne tarde pas d'ailleurs à se ramifier.

Le prolongement central, plus court d'ordinaire, s'amincit rapidement et tantôt se termine par une extrémité tronquée, tantôt se continue par un filament fibrillaire affectant complètement les apparences d'une fibrille nerveuse qui sort inférieurement de la papille dermique et se perd dans le stroma sous-jacent. (Pl. III, fig. 5, 7, 9 et 10.)

Ces cellules de la muqueuse péripapillaire accompagnent généralement un vaisseau sanguin. Parfois on voit une fibrille, émanée de la profondeur, pénétrer avec elles dans les fines papilles et, dans des cas particuliers, cette fibrille s'accole si étroitement à la cellule, qu'il devient impossible de dire si elle en demeure distincte ou si elle se fusionne avec celle-ci. (Pl. III, fig. 5.)

Aussi regretterai-je ici une fois de plus l'insuffisance de la méthode de Golgi qui, imprimant aux images une netteté parfaite, voile par l'opacité de ses teintes des détails subtils, mais trop souvent importants.

CONCLUSIONS

1° Sur la morphologie des cellules des bourgeons, la méthode de Golgi ne fait que confirmer les connaissances acquises par les procédés antérieurs.

Il en existe deux formes fondamentales fixes dans leurs caractères principaux, variables dans leurs détails ; elles correspondent aux cellules dites de soutien et aux éléments qu'on qualifie de gustatifs.

Ces deux variétés, morphologiquement distinctes, se comportent d'une manière tout à fait analogue, sous l'influence des réactifs, en particulier des sels d'or et d'argent, et présentent avec les terminaisons nerveuses des relations identiques. L'une et l'autre peuvent être rencontrées au centre même du bourgeon ; les expressions de périphériques et d'axiales, de recouvrantes et de centrales, doivent donc être rejetées comme insuffisantes ou limitées dans leur valeur. Enfin, éléments de soutien et cellules sensorielles sont surmontés à leur extrémité périphérique d'un appendice différencié : cil, pointe ou bâtonnet.

L'ensemble de ces analogies me paraît bien de nature à soulever des doutes sérieux sur la valeur des hypothèses, souvent gratuites, des auteurs, relativement à la signification fonctionnelle spéciale aux différentes catégories de cellules des bourgeons. Si c'est une loi universellement admise en anatomie générale

qu'à une différenciation morphologique d'un élément répond toujours une spécialisation de sa fonction, rien ne prouve par contre qu'il faille attribuer en propre, avec Schwalbe, la sensibilité gustative aux éléments à pointe ou à bâton, laissant aux cellules ciliées périphériques, un simple rôle mécanique, ou supposer comme Arnstein, une origine toute différente aux terminaisons nerveuses affectées à chacune des variétés cellulaires.

Partant d'une autre loi également vérifiée pour les terminaisons sensibles en général, il serait, maintenant que les relations de contiguïté semblent bien établies, tout aussi légitime d'admettre avec Drasch³³ et Rauber⁴⁴, l'action purement mécanique de toutes les cellules du goût, qui, différenciées par la proximité de terminaisons nerveuses particulières, constitueraient un simple système canaliculaire facilitant l'arrivée des substances sapides au contact des terminaisons.

Quoi qu'il en soit, les cellules des bourgeons ne sont pas des cellules nerveuses; mais il est permis de les considérer suivant l'hypothèse admise, ou bien, ainsi que l'a fait Retzius pour les cellules ciliées de l'épithélium auditif, comme des éléments épithéliaux différenciés, entrés secondairement au service de la conduction nerveuse, c'est-à-dire des « cellules sensorielles secondaires »; ou bien comme de simples auxiliaires perfectionnant l'impression sur les fibrilles terminales du glosso-pharyngien.

2° Les terminaisons des nerfs de la gustation forment au-dessous du revêtement épithélial des papilles fongiformes, caliciformes et foliées, un plexus formé de fibrilles variqueuses en majorité et dont le plus grand nombre possèdent une orientation commune. Ce plexus est surtout riche dans la zone des bourgeons où on le

voit émettre, vers la surface libre, des fibres intergemmales, intragemmales et périgemmales.

3° *Les fibres intergemmales* ou intraépithéliales sont peu flexueuses, faiblement variqueuses, n'échangent entre elles que de rares anastomoses et présentent fréquemment des ramifications ou des divisions à touffes. Elles se terminent généralement très près de la surface libre par un petit bouton, souvent après un faible parcours horizontal ou une inflexion en crochet. On les voit aussi s'arrêter à diverses hauteurs ou se recourber vers la profondeur et présenter, au voisinage de la surface profonde de l'épithélium, un mode semblable de terminaison. Enfin dans quelques cas la disposition est plus complexe encore et l'on peut voir la fibrille se relever de nouveau pour atteindre définitivement les couches superficielles.

Les fibres intergemmales ne diffèrent donc pas comme disposition des terminaisons sensibles cutanées ou muqueuses.

4° *Les fibres intragemmales* sillonnent en tous sens le bourgeon soit sous forme de rameaux ascendants lisses et presque rectilignes, soit plutôt sous forme de bouquets ou d'arborisations variqueuses, enveloppant les cellules de leurs ramifications et se terminant librement, au voisinage du pore du goût ou à diverses hauteurs, par un petit épaissement.

5° Situées autour du bourgeon qu'elles enveloppent comme d'une sorte de filet, *les fibres périgemmales* constituent un système intermédiaire aux deux précédents. C'est un ensemble de fibrilles variqueuses et ramifiées, dont la direction générale est parallèle et ascendante. Entrecroisées richement au niveau des

pôles, elles s'agent en une sorte de plexus dont les mailles s'allongent beaucoup vers l'équateur des bourgeons. De leur face gemmale aussi bien que de leur face épithéliale s'échappent des rameaux qui pénètrent superficiellement entre les cellules du bourgeon ou s'élèvent verticalement entre les cellules voisines de l'épithélium ambiant.

6° *Jamais il ne semble exister de continuation réelle entre fibrilles terminales et cellules du goût*; les apparences de continuité doivent être attribuées à une superposition exacte ou à un accollement étroit.

7° La méthode de Golgi révèle l'existence dans le stroma muqueux *d'éléments multipolaires*, à prolongements ramifiés et habituellement tronqués, dont la disposition varie avec la localisation.

Dans la région des bourgeons ces éléments s'allongent parallèlement à la couche fibrillaire sous-épithéliale dans la profondeur de laquelle ils sont situés. Dans le sein du stroma papillaire on les trouve irrégulièrement disséminés, particulièrement aux abords des troncs nerveux. Au-dessous de l'épithélium indifférent ils forment de petits groupes ou se montrent isolés, envoyant dans les papilles secondaires l'une de leurs expansions qui pénètre peut-être dans l'épithélium. Il n'est pas très rare de voir l'un de leurs prolongements *offrir les caractères d'un cylindre d'axe et se continuer par une fine fibrille variqueuse*, à trajet variable comme longueur et comme direction.

Le siège extra-épidermique et les caractères des prolongements en question permettent d'écarter l'idée de corps de Langerhans; faut-il donc les considérer comme des cellules nerveuses? Telle est la délicate question

que se sont posée tous les auteurs qui ont reconnu leur existence.

Corps cellulaires coloré en noir et muni de prolongements onduleux et ramifiés en nombre variable, dont l'un (ou plusieurs) plus lisse, plus mince, plus allongé et moins flexueux se continue par une fibrille nerveuse, tels sont les caractères essentiels auxquels on reconnaît d'habitude une cellule nerveuse colorée par la méthode de Golgi.

Ces caractères, sauf les dimensions un peu fortes des prolongements et leur terminaison généralement brusque, nous les retrouvons dans les cellules multipolaires du stroma de la muqueuse linguale. Bien qu'il n'y ait pas là, j'en conviens, de quoi fournir une absolue certitude, il faut reconnaître qu'il existe entre ces cellules et les cellules nerveuses des analogies assez proches. Je comparerais volontiers certaines d'entre elles, aux prolongements ramifiés et enchevêtrés, à quelques-unes des cellules sympathiques figurées par Koelliker, van Gehuchten, Retzius et Ramon y Cajal.

D'autres, celles de la muqueuse péripapillaire en particulier, me rappelleraient plutôt les cellules bipolaires sensibles que Retzius a décrites, à demi-enfoncées dans le derme, dans le tégument externe des gastéropodes.

Ces cellules représenteraient alors chez l'homme un stade intermédiaire entre les éléments bipolaires de l'épithélium olfactif demeurés superficiels et les cellules nerveuses du ganglion cochléaire, par exemple, dont le corps a quitté le revêtement superficiel.

Mais ce ne sont là encore que des hypothèses, et la méthode de Golgi à elle seule me paraît incapable d'en fournir la solution définitive. La question est d'ailleurs d'un intérêt assez général pour mériter d'être reprise

avec d'autres procédés de coloration. C'est ce que je me propose de faire dans un travail ultérieur.

J'ajouterai encore que, comme à Fusari et à Panasci, les préparations de Golgi m'ont fourni des imprégnations glandulaires très complètes, tant pour les canalicules excréteurs que pour les terminaisons des nerfs. Mais ce sujet me paraissant sortir du cadre que je me suis tracé, je le laisse ici complètement de côté, me réservant d'y revenir ailleurs avec quelques détails.

Vu :

Nancy, le 11 janvier 1894.

LE PRÉSIDENT DE THÈSE,

A. NICOLAS.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR,

A. GASQUET.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

NOTA. — Je n'ai réuni dans cet index que les travaux contenant des renseignements sur les terminaisons nerveuses dans l'organe du goût.

1. Waller. — *Minute structure of the papillæ and nerves of the tongue*. Philosoph. Transact. 1847.
2. Leydig. — *Ueber die æussere Haut einiger Süsswasserfische*. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. III, 1851.
3. Remak. — *Ueber die Ganglien der Zunge bei Säügethieren und beim Menschen*. Muller's Arch. 1852.
4. Schiff. — Arch. f. physiol. Heilk. 1853.
5. Kölliker. — *Eléments d'hist. hum.* (p. 457).
6. Fixsen. — *De linguæ raninæ textura*. Dorpat, 1857.
7. Billroth. — *Ueber die Epithelzellen der Froschszunge*. Muller's Arch. 1858.
8. Hoyer. — *Mikroskopische Untersuchungen über die Zunge des Frosches*. — Arch. f. Anat. und Phys. 1859.
9. Key. — *Ueber die Endigungsweise des Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches*. Arch. f. Anat. und Phys. 1861.
10. Schulize. — *Ueber die becherförmigen Organe der Fische*. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XVI, 1863.
11. Lovén. — *Bidrag till Kännedom om Tungans Smakpapiller* (1867).
et *Beitrag zur Kenntniss von Bau d. Geschmackszwärchen der Zunge*. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. IV, 1868.
12. Schwalbe. — *Ueber das Epithel der Papillæ vallatæ*. Arch. f. mikrosk. Anat. 1867. Bd. III.
et *Ueber die Geschmacksorgane der Säügethiere und des Menschen*. Id. Bd. IV, 1868.
13. Letzerich. — *Ueber die Endapparate der Geschmacksnerven*. Medic. Centralbl. 1868.
14. V. Wyss. — *Ueber ein neues Geschmacksorgan auf der Zunge des Kaninchens*, Med. Centralblatt, 1869.
15. Maddox. — *A contribution to the minute anatomy of the fungiform papillæ*. Monthly miscros. Journal. 1869.
16. V. Wyss. — *Die becherförmigen Organe der Zunge*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VI, 1870.

17. Krause W. — *Die Nervenendigungen in der Zunge des Menschen*. Göttinger Nachrichten, 1870.
18. Ajtai, — *Ein Beitrag zur Kenntniss der Geschmacksorgane*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.
19. Dittlevsen. — *Undersøgelse over Smagslægene paa tungen hos pattedyrene og mennerket*. Copenhagen, 1872.
20. Engelmann. — *Geschmacksorgane*. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. II, 1872.
21. Jobert — *Etudes d'anatomie comparée sur les organes du toucher*. Ann. des sc. nat. V^e série, t. XVI, 1872.
22. Hönigschmied. — *Ein Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Geschmacksorgane*. Zeitschrift f. Wiss. Zool. 1873.
et : *Ein Beitrag über die Verbreitung der becherförm. Organe auf der Zunge der Säugethiere*. Med. Centralbl. 1872.
23. Sertoli. — *Osservazioni sulle terminazioni dei nervi del gusto*. Gazzetta medico-veterinaria. 1874, t. IV.
24. Hoffmann. — *Ueber die Verbreitung des Geschmacksorgane beim Menschen*. Virchow's Arch. Bd. 62, 1875.
25. Krause W. — *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*, 1876.
26. Shofield. — *Observations on tast-goblets in the epiglottis of the dog and cat*. Journal of. anat. and. phys. Bd. 10. 1876.
27. Vintschgau et Hönigschmied. — *Nervus glosso-pharyngeus und Schmeckbecher*. — Pflügers Arch. Bd. 14 1876.
28. Lannegrâce. — *Terminaisons nerveuses dans la langue*. — Thèse d'agrégation. Paris 1878.
29. Merkel. — *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*. — Rostock 1880.
30. Vintschgau. — *Beobachtungen über die Verænderungen der Schmeckbecher nach Durchschneidung des N. Glosso-Phar.* — Pflüger's Arch. Bd 23. 1880.
31. Gottschau. — *Ueber Geschmacksknospen*. — Verhandl. des phys. med. Gesellschaft in Würzburg. Bd. XV, 1881; et Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1882.
32. Ranvier. — *Techn. Histol.* 1882.
33. Drasch. — *Histologische und physiologische Studien über die Geschmacksorgane*. — Sitzungsber. der wien. Akad. Bd. 88. Abth. III. 1883.
34. Lustig. — *Beitræge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschmacksknospen*. — Sitzungsber der k. Akad d. Wissensch. zu Wien. Bd. 89. Abth. III 1884.
35. Rosenberg. — *Ueber die Nervenendigungen in der Schleimhaut und im Epithel der Säugethierezunge*. — Sitzungsber. de kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1886.
36. Schwalbe. — *Anatomie der Sinnesorgane*.
37. Drasch. — *Untersuchungen über die papillæ foliatæ und cir-*

- cumvallatæ des kaninchen und Feldhasen.* — Abhandl. der math. phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XIV, 1887.
38. Hermann. — *Studien über den feineren Bau der Geschmaksorgane.* — Sitzungsab. d. math. phys. k. d. Akad. d. Wissensch. Munich.
39. Tuckerman. — *The tongue and gustatory organs, of Fiber Zibethicus.* — Jour. of anat. and. phys., vol. XXII. 1888.
40. Fusari et Panasci. — *Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nelle ghiandole sierose della lingua dei mamiferi.* — Atti della R. Acad. delle Sc. di Torino. T. XXV, 1890 et Arch. de Biol. ital.
41. Retzius. — *Biologische Untersuchungen IV.* — Stockholm 1892.
42. V. Lenhossék. — *Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmaksknospen.* — Anatomischer Anzeiger. Janvier 93. — et Verhandl. der naturforsch. Gesellsch. Bâle 1892. Bd. X.
43. Arnstein. — *Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger.* — Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 41. 1893.
44. Rauber. — *Lehrbuch der Anatomie des Menschen.* — Bd. II. Abth. 2. Leipzig 1894.
-

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE I.

Fig. 1. — Coupe transversale de l'organe folié du lapin à un faible grossissement. — *aa* fibres intraépithéliales; — *a'a'* id. à trajet récurrent; — *b* bourgeon; — *b'* plexus périgemmal et fibres intragemmales; *cc* capillaires; — *d* fibres périgemmales; — *d'* fibres intragemmales; — *f* groupe de cellules sous-épithéliales partiellement dissimulées par un précipité; — *g* glande séreuse et nerfs glandulaires; — *h* plexus sousgemmal; — *j* faisceau nerveux du stroma; — *k* cellules des bourgeons isolément colorés.

Fig. 2. — Coupe transversale d'une papille caliciforme de chien à un faible grossissement. — *d* cellules sensorielles et fibres ansiformes du plateau de la papille; — *ee* précipités; — *i* plexus sous-épithélial. (Pour le reste, comme figure 1.)

Fig. 3. — Cellules multipolaires du stroma d'une papille fongiforme chez la brebis. — *a* cellule dont un prolongement affecte, par son extrémité, l'aspect d'une fibrille nerveuse.

Fig. 4. — Cellule gustative à prolongement central moniliforme (brebis).

Fig. 5. — Cellule multipolaire de la base d'une papille caliciforme (brebis).

Fig. 6 et 7. — Cellule de même origine dont un prolongement s'effile en fibrille.

PLANCHE II.

Fig. 1. — Coupe d'une papille caliciforme de brebis. — *a'' a''* fibres intraépithéliales divisées en touffes ou en pinceaux; — *dd* fibres intraépithéliales ansiformes; — *f'* cellules sous-gemmales; — *f''* cellules de la base de la papille; — *l* cellule bipolaire du stroma péripapillaire. (Pour le reste, comme figure 1, pl. I.)

Fig. 2. — Coupe axiale d'une papille caliciforme de rat. (Pour l'explication des lettres, voir planche I, fig. 1.)

Fig. 3. — Coupe tangentielle d'un feuillet de l'organe folié du lièvre. Elle montre deux bourgeons vus par leur face profonde et partiellement recouverts par l'origine des fibres périgemmales. On voit aussi, par une mise au point plus superficielle, une portion du plexus sous-gemmal dont les fibres sont agencées pour la plupart en faisceaux parallèles et verticaux.

PLANCHE III.

Fig. 1. — Coupe tangentielle d'un feuillet de l'organe folié du lapin, vue par la surface libre; demi-schématique. Cinq bourgeons vus de face se présentent sous forme de cercles clairs. — *aa* deux bourgeons montrant des cellules isolément colorées; — *b* fibres périgemmales; — *cc* fibres du plexus intragemmales vues en abaissant légèrement l'objectif; en l'abaissant plus profondément on distingue les fibres intergemmales *d*, puis les fibres du plexus sous-gemmales *e* et une cellule multipolaire sous-gemmale *f*.

Fig. 2. — Coupe verticale du plateau d'une papille fongiforme (brebis) montrant les très nombreuses fibrilles qui s'élèvent dans l'épithélium et les papilles secondaires.

Fig. 3. — Coupe verticale latérale d'une papille fongiforme (brebis), montrant en *a* un bourgeon coupé dans sa partie profonde avec ses fibres intragemmales; — *b* autre bourgeon vu par son hémisphère inférieur couvert de fibres périgemmales; *cc* deux saillies épithéliales coiffées de fibrilles nerveuses entrecroisées.

Fig. 4. — Coupe vertical médiane du plateau d'une papille fongiforme (brebis), montrant deux bourgeons coupés suivant leurs axes; — *a* deux cellules gustatives; — *b* partie du plexus intragemmales et quelques fibres périgemmales.

Fig. 5 et 7. — Longues cellules bipolaires de la muqueuse péri-papillaire, dont l'expansion centrale semble se continuer avec une fibrille. Accompagnant l'une d'elle on voit un capillaire sanguin.

Fig. 6. — Cellule du même genre, dont le prolongement périphérique paraît être en relation médiate avec une cellule allongée intra-épidermique.

Fig. 8. — Cellule de même nature présentant deux prolongements périphériques parallèles et pas de prolongement central visible.

Fig. 9. — Cellule de même origine, dont l'expansion profonde est bifurquée et l'un de ses rameaux terminé en fibrille.

Fig. 10. — Cellule de même nature à prolongement central fibrillaire.

(Pour toutes ces cellules, l'extrémité périphérique est orientée en haut.)

Fig. 11. — Deux cellules unipolaires sans prolongement central visible. Dans l'une, l'expansion est unique; dans l'autre, ramifiée.

PLANCHE IV.

Fig. 1. — Cellules des bourgeons (lapin). — *a* cellules de soutien; — *b* cellules gustatives à prolongement périphérique court ou incomplet; — *c* cellules de soutien internes.

Fig. 2. — Cellules des bourgeons (lapin); — *a* prolongement périphérique très court; — *b* cellule de soutien à noyau sombre et extrémités claires; — *c* cellule de soutien incomplètement colorée.

Fig. 3. — Cellules des bourgeons (lapin). — *a* cellule de soutien à long prolongement central; — *b* cellules gustatives à court prolongement central; — *c* cellule gustative à prolongement central long et ramifié.

Fig. 4. — Cellules des bourgeons (lapin). — *a* Cellule sensorielle à corps mince et allongé.

Fig. 5. — Divers aspects de cellules recouvrantes et gustatives; quelques fibres intra- et périgemmales.

Fig. 6. — Plexus périgemmal (lapin). — *a* fibrille isolée.

Fig. 7. — Plexus périgemmal (lièvre).

Fig. 8. — Plexus péricellulaire (lièvre).

Fig. 9. — Arborisation intragemmale (lapin).

Fig. 10. — Plexus intragemmal (lièvre).

Fig. 11. — Fibrille s'enroulant autour d'une cellule de soutien incomplètement colorée (lapin). — *a* Cellule sous-gemmale.

Fig. 12. — Fibres péri- et intragemmales; l'une de celles-ci croise les prolongements inférieurs accolés de deux cellules (lapin).

Fig. 13. — Fibres intragemmales (lièvre).

Fig. 14 et 15. — Arborisations intra-gemmales isolées (lièvre).

Fig. 16. — Formes diverses de cellules sous-gemmales (lapin).

Fig. 17. — Fibrille s'enroulant étroitement autour d'une cellule gustative, dont le prolongement central aminci se perd dans la couche fibrillaire sous-gemmale (lapin).

Fig. 18 et 19. — Bourgeons incomplètement imprégnés chez la brebis.

Fig. 20. — Deux cellules à prolongement central moniliforme (brebis).

Fig. 21. — Fibres et cellules chez la souris. — *a* cellule paraissant se continuer avec une fibrille.

PLANCHE V.

Fig. 1. — Types divers de cellules des bourgeons chez le chien.

Fig. 2. — Cellules d'un bourgeon (chien). — *a* élément à expansions centrale et périphérique ramifiées; — *b* cellules de soutien à encoche.

Fig. 3. — Types anormaux de cellules (chien).

Fig. 4. — Fibres inter- et intragemmales (chien).

Fig. 5. — Fibres périgemmales (chien).

Fig. 6. — Fibres intragemmales à extrémité fortement ondulée (chien).

Fig. 7. — Arborisations intragemmales chez le chien.

Fig. 8. — Types divers de cellules sous-épithéliales partiellement voilées par des précipités (chien).

Fig. 9. — Coupe de la région gemmale de la papille caliciforme du chat. — *a* cellule avec appendice latéral; — *b* fibres intra-épithéliales ramifiées.

Fig. 10. — Types de cellules chez le porc.

Fig. 11. — Coupe verticale d'une papille caliciforme du rat, région latérale. — *a* plexus péricellulaire; — *b* fibre intraépithéliale deux fois infléchie; — *c* fibre intra-gemmale rectiligne.

Fig. 12. — Cellules d'un bourgeon (brebis) dont l'une à prolongement central moniliforme.

Fig. 13. — Cellules chez l'homme adulte, fond du sillon d'une papille caliciforme.

Fig. 14. — Plexus périgemmal (taupe).

Fig. 15. — Cellule d'un bourgeon (chat) dont l'une à expansion centrale double.

Fig. 16. — Types divers de cellules multipolaires du stroma des papilles caliciformes (homme adulte).

Fig. 17. — Formes anormales de cellules d'un bourgeon, vues sur une coupe de papille caliciforme parallèle au plateau (brebis); — *a* extrémité centrale; — *b* extrémité profonde.

Fig. 18. — Deux cellules de bourgeon dont l'une à prolongement central dédoublé (enfant nouveau-né).

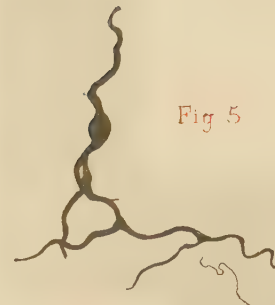
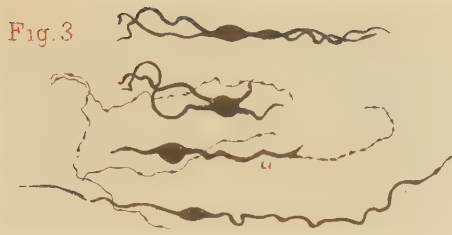


Fig. 1

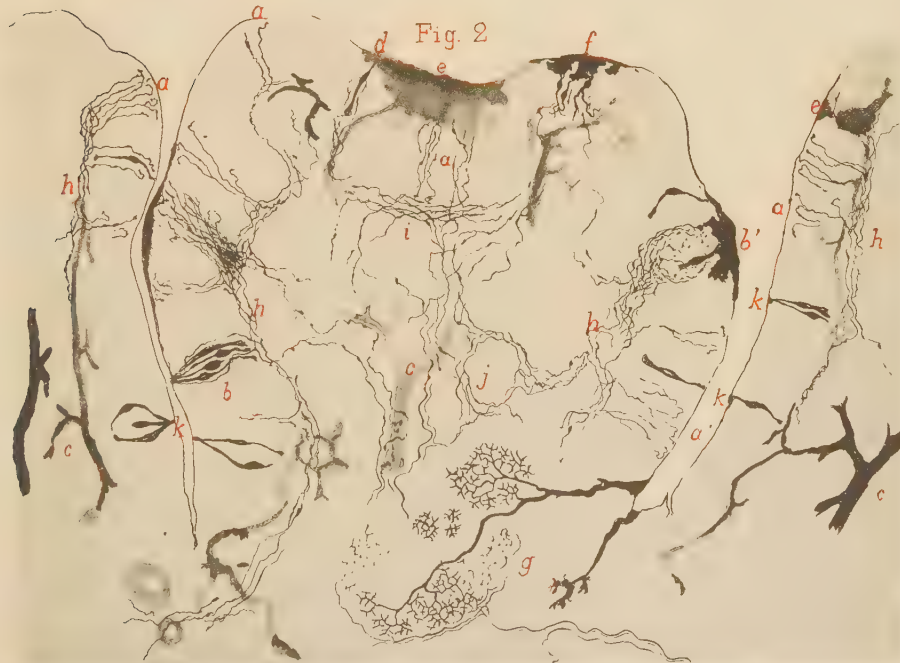
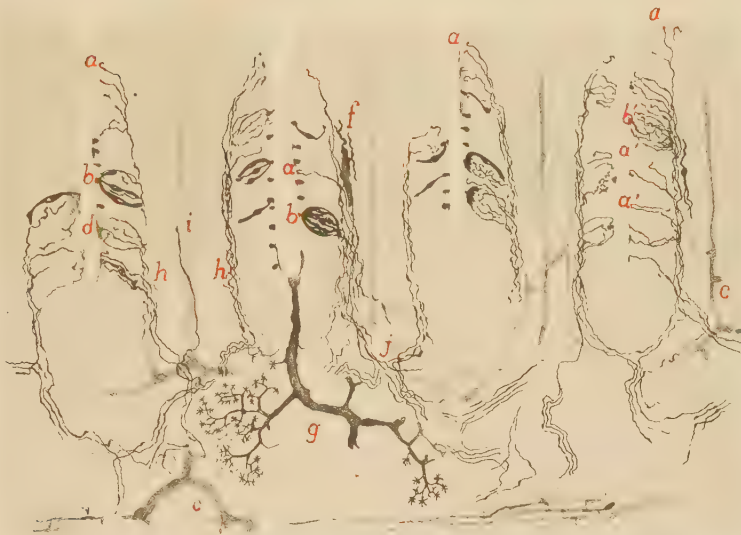


Fig. 1

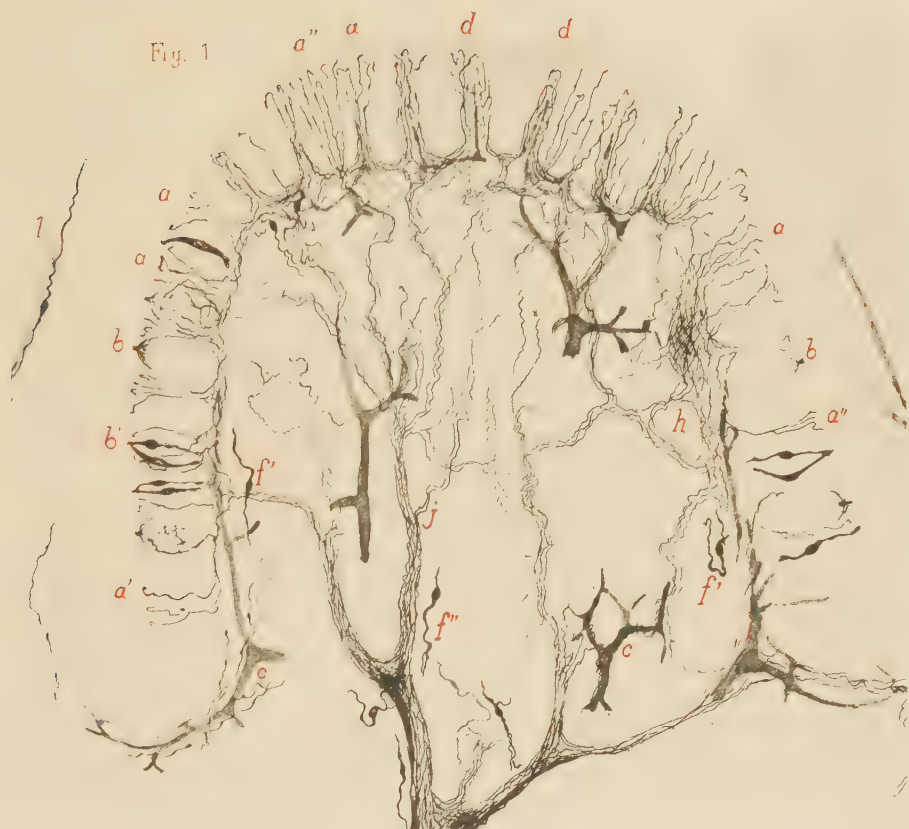


Fig 2

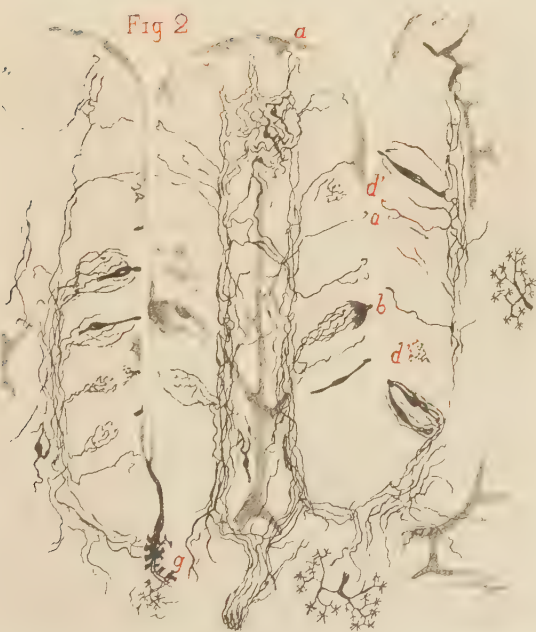


Fig. 3



Fig 1

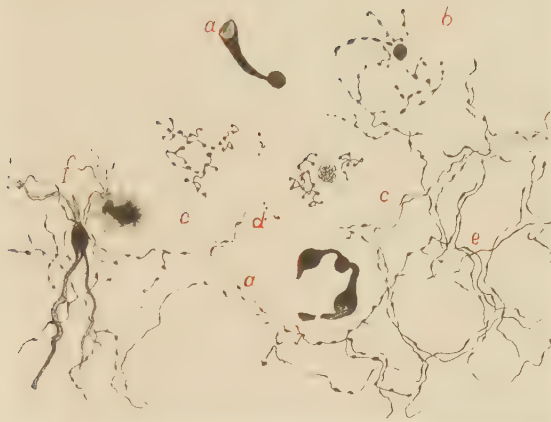


Fig 2

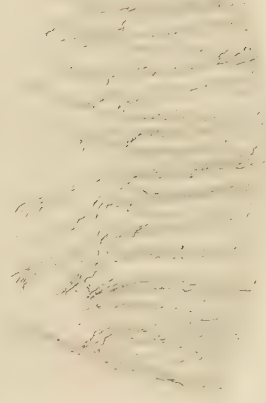


Fig 5



Fig 6



Fig 10



Fig 3



Fig 7



Fig 8

Fig 9



Fig 4

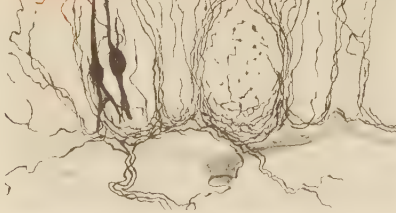


Fig 11



Pl. IV.

Fig 1

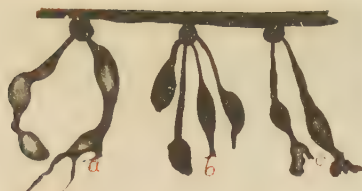


Fig 2

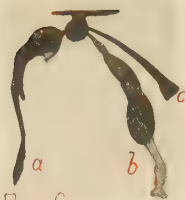


Fig 3

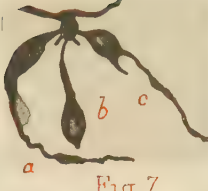


Fig 4



Fig 5



Fig 6

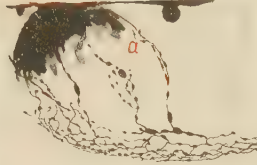


Fig 7



Fig 8



Fig 9



Fig 10



Fig 11



Fig 12



Fig 13



Fig 14



Fig 15



Fig 16



Fig 17



Fig 18



Fig 20

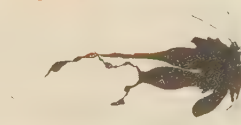


Fig 21



Fig 19



Fig. 1



Fig. 5



Fig. 6

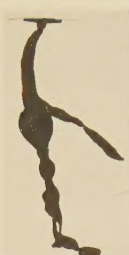


Fig. 7

Fig. 2

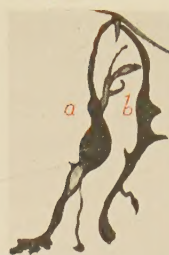


Fig. 3



Fig. 4

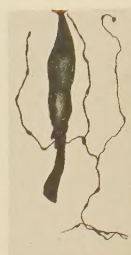


Fig. 8

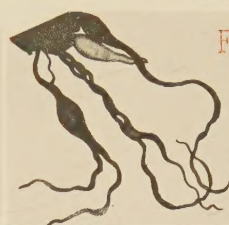


Fig. 9



Fig. 10



Fig. 12

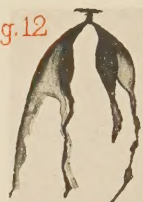


Fig. 13



Fig. 11



Fig. 14



Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17. Fig. 18



